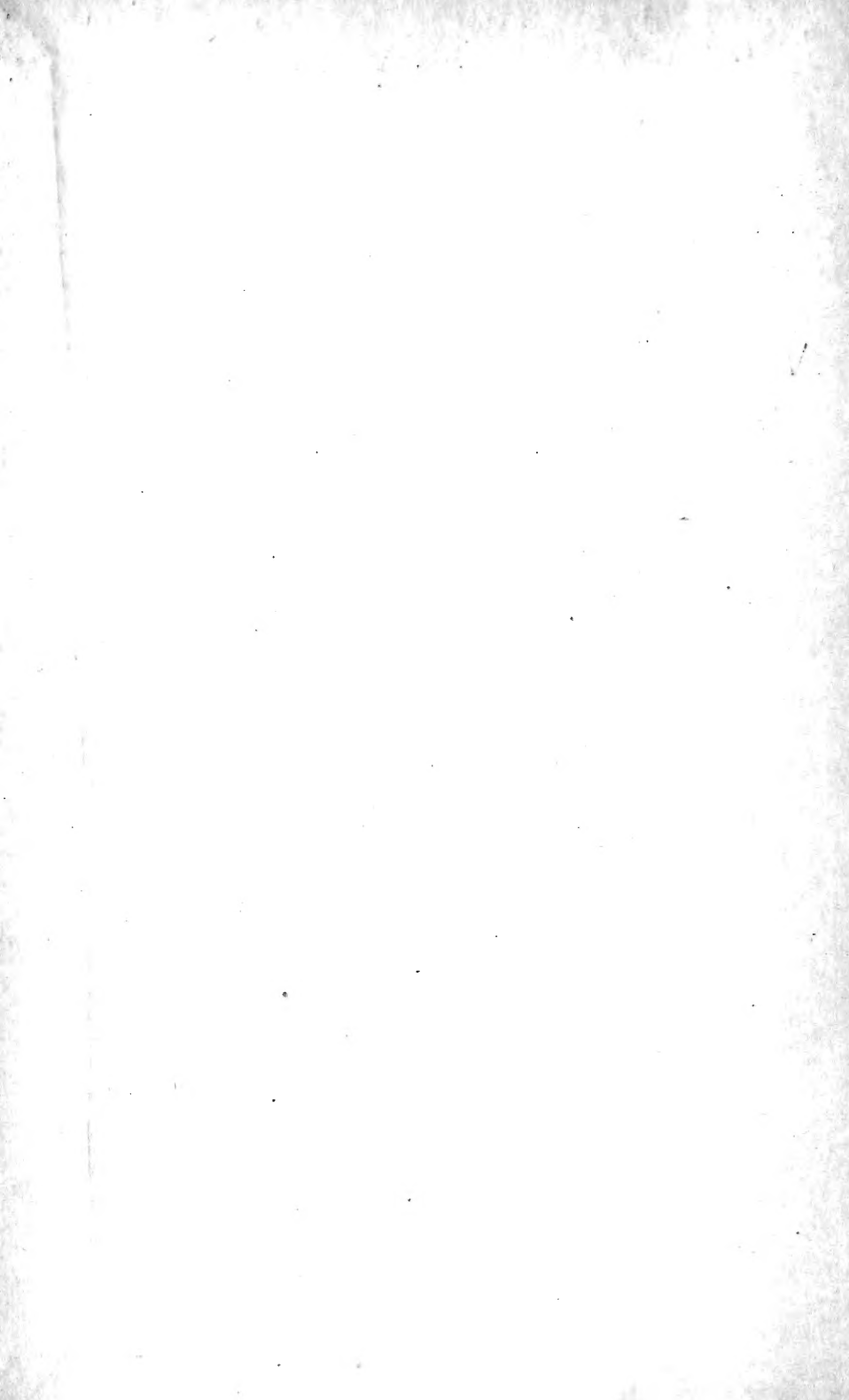
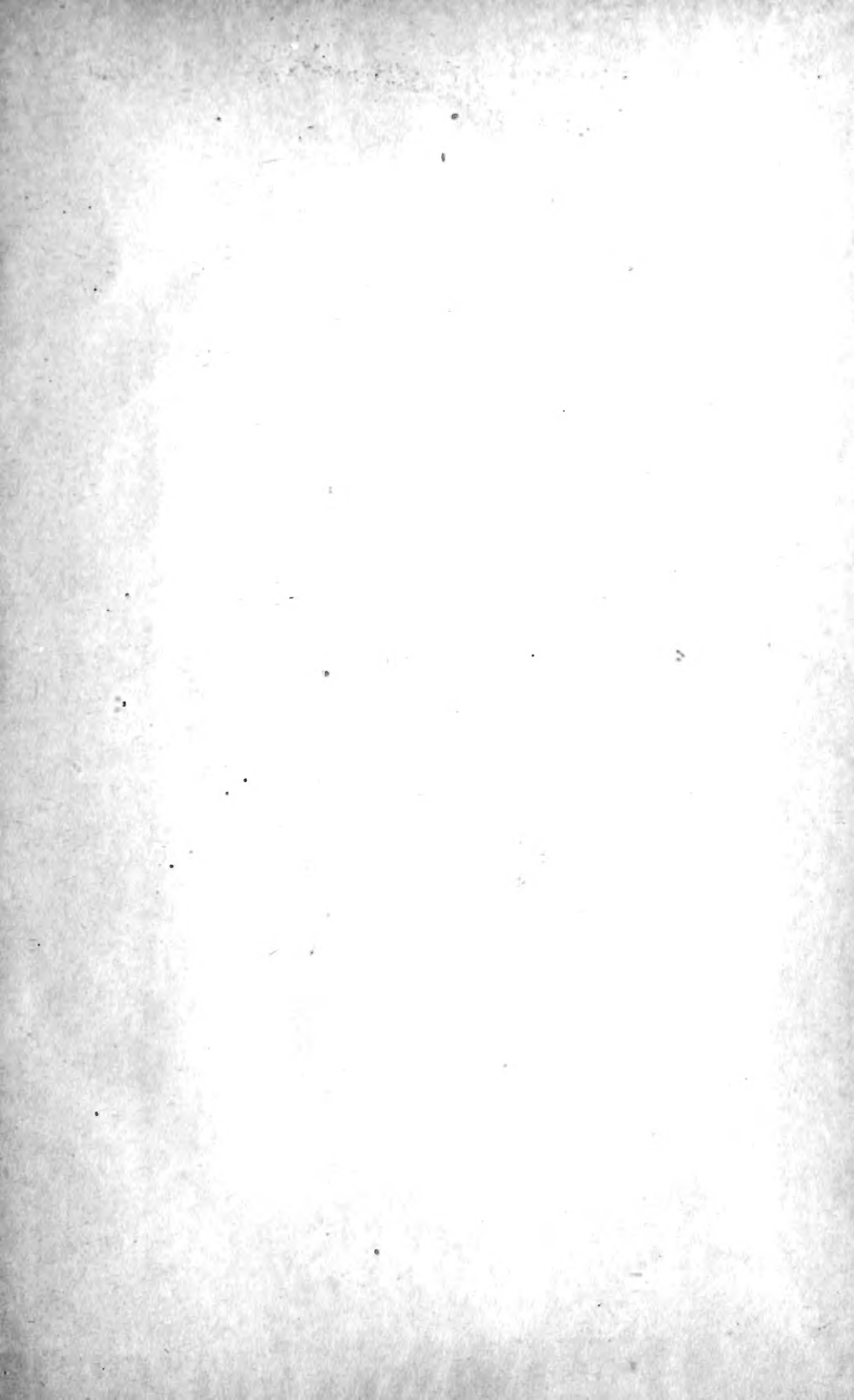
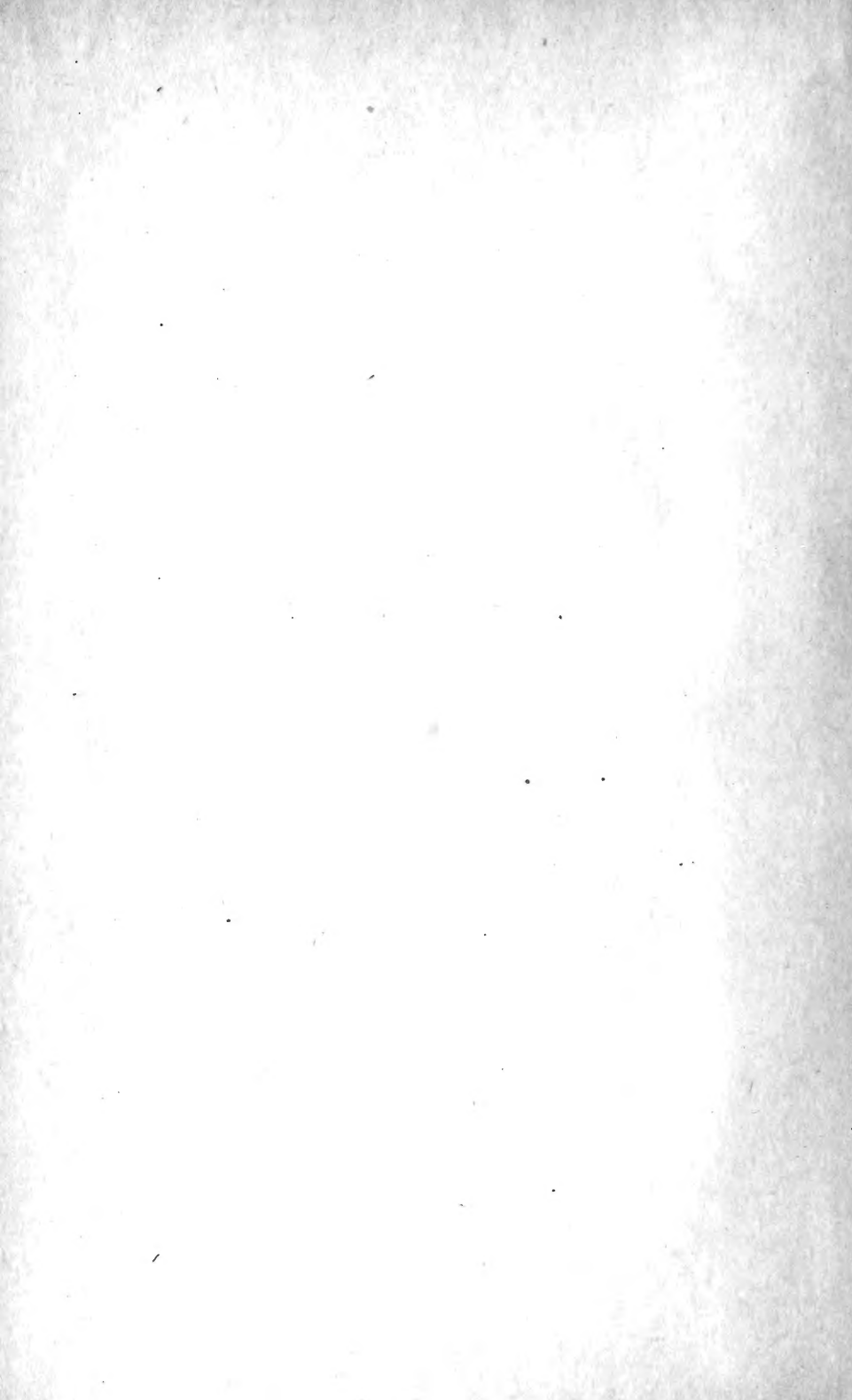


3 1761 05234292 0









736.

DIE ANGIOSPERMEN

UND

DIE GYMNOSPERMEN.

VON

Dr. EDUARD STRASBURGER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA.

MIT XXII TAFELN.


JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

(VORMALS FRIEDRICH MAUKE).

1879.

117252
13 | 7 | 11



QK
711
S8
1879

VORWORT.

In dem vorliegenden Buche habe ich so verschiedene Fragen unserer Wissenschaft erörtert, dass ich mich veranlasst sah, demselben einen ganz allgemeinen Titel zu geben. Durch diesen Titel soll aber auch angezeigt werden, dass die Beziehungen zwischen Angiospermen und Gymnospermen festzustellen, eine meiner Hauptaufgaben war. Die Wahl der beiden Namen besagt, dass ich meine frühere Auffassung des Gymnospermen-Ovulum als Fruchtknoten aufgegeben habe; hiermit musste ich auch die Bezeichnungen Archispermen und Metaspermen fallen lassen. Die Samenknospen-Theorie der Ovula hat in diesem Buche ebenfalls eine zeitgemässe Umgestaltung erfahren. Behandelt wird man in demselben weiter die Entwicklungsgeschichte der Ovula und die Anlage des Embryosacks, dann die Beschreibung einiger wichtiger Oolysen finden. Die Fragen nach der Befruchtung und Keimbildung bei Gymnospermen hoffe ich endlich ihrer definitiven Lösung noch etwas näher gebracht zu haben.

Jena, Anfang März 1879.

EDUARD STRASBURGER.

Berichtigungen.

Seite 11 Zeile 9, 7 u. 6 von unten lies: Gegenfüsslerin statt Synergide.

Seite 26 Zeile 6 von unten lies: Chalaza-Ende statt Chaleazaende.

Seite 32 Zeile 1 von unten lies: Pollenkorn statt Pollenkern.

Seite 33 Zeile 1 von oben lies: Pollenkorn statt Pollenkern.

Seite 67 Zeile 2 von unten lies: IX statt XIX.

Seite 84 Zeile 15 von unten lies: denselben statt demselben.

Seite 98 Zeile 13 von unten lies: zu statt an.

Seite 106 Zeile 13 von unten lies: instructiv statt instinctiv.

Seite 116 Zeile 10 von oben lies: demselben statt denselben.

INHALTSVERZEICHNISS.

	Seite
VORWORT	1
EINLEITUNG	1
Methode der Untersuchung	1
ANGIOSPERMEN	3
Dicotyledonen	3
<i>Polygonum divaricatum</i>	3
Anordnung der Zellen in den Blütenanlagen	3
Anlage des Ovulum	4
Anlage des Embryosacks	5
Vorgänge innerhalb desselben	6
Bildung der Integumente	8
Gefässbündelverlauf im Fruchtknoten und im Ovulum	9
<i>Senecio vulgaris</i>	9
Die Embryosack-Mutterzelle	9
Theilung derselben und Ausbildung des Embryosacks	10
Vorgänge im Innern des Embryosacks	10
Gefässbündelverlauf bei <i>Senecio</i> und <i>Tagetes</i>	11
<i>Lamium maculatum</i> und <i>Salvia pratensis</i>	12
Anlage des Embryosacks und Vorgänge innerhalb desselben	12
<i>Myosurus minimus</i>	12
Anlage des Embryosacks und Vorgänge innerhalb desselben	13
Insertion der Carpiden und der Ovula	13
Gefässbündelverlauf	14
<i>Rosa livida</i>	14
Anlage der in Mehrzahl auftretenden fertilen Zellen	14
Verhalten der Embryosack-Mutterzellen	14
Auswachsen der Embryosäcke	15
<i>Fragaria vesca</i>	16
Die fertilen Zellen in Mehrzahl	16
Weiteres Verhalten der mittelsten derselben	16
Monocotyledonen	17
<i>Tritonia aurea</i>	17
Verhalten der subepidermoidalen Zelle	17
Auswachsen des Embryosacks	17
<i>Sisyrinchium iridifolium</i>	17
Anlage des Embryosacks	17

	Seite
Hemorocallis fulva	17
Anlage der fertilen subepidermoidalen Zelle und der Integumente	17
Bildung des Embryosacks	18
Anthericum ramosum	18
Verhalten der subepidermoidalen Zelle	18
Theilung der Embryosack-Mutterzelle	18
Ausbildung des Embryosacks	18
Die Gegenfüßlerinnen	19
Allium fistulosum	19
Theilung der Embryosack-Mutterzelle	19
Vorgänge im Innern des Embryosacks	19
Anordnung der Zellen im Eiapparat	20
Theilungsvorgänge für Anlage derselben	20
Späte Verschmelzung der Embryosackkerne	21
Orchis pallens	22
Besprechung der früheren Angaben	22
Gymnadenia conopsea	22
Theilungen für Anlage des Embryosacks	22
Tradescantia virginica	23
Verhalten der subepidermoidalen Zelle und Anlage der Integumente	23
Zusammenfassung der Resultate	23
Die Angaben von Vesque	25
Deutung der Vorgänge durch Warming	29
Warming's Arbeit über das Ovulum	30
Vergleich des Embryosacks mit einem Pollenkorn	32
Ist die Embryosack-Mutterzelle mit der Pollen-Mutterzelle zu vergleichen?	33
Die Vorgänge im Scheitel der Ovular-Anlagen sind nicht als Anlage des ganzen Nucellus aufzufassen	34
Vergleich des Ovulum mit einem frei entwickelten Sporangium	35
Der Nucellus terminal, die Integumente seitlichen Ursprungs	35
Verbildete Ovula	36
Rumex scutatus	37
Schilderung der Oolysen	37
Gefäßbündelverlauf	39
Resultate der Untersuchung	41
Helenium Hoopesi	43
Schilderung der Oolysen	44
Resultate	47
Blattbürtige Ovula	48
Literatur	48
Deutung der Missbildungen	50
Nicht Rückschlagserscheinungen	51
Deutung des Ovulum	53

	Seite
Vergleich mit einem Sporangium	53
Stellung der Ovula bei <i>Nuphar luteum</i> , bei <i>Brasenia peltata</i> <i>Cabomba aquatica</i>	57
Bei <i>Astrocarpus sesamoides</i>	58
Die Insertion der Carpiden	59
Besprechung der Literatur und eigene Auffassung . . .	60
Verhältniss der Ovula zu den Antherenfächern	61
Besprechung der Literatur und eigene Auffassung . . .	61
Endospermibildung	63
Verhalten der Kerne bei freier Endospermibildung . . .	64
GYMNOSPERMEN	
Weibliche Blüten	
Anatomie	66
A. Coniferen	67
I. Taxaceae	67
1. Taxeae	67
<i>Taxus baccata</i>	67
<i>Torreya nucifera</i>	69
2. Cephalotaxae	71
<i>Cephalotaxus Fortunei</i>	71
<i>Ginkgo biloba</i>	73
3. Podocarpeae	76
<i>Phyllocladus</i>	76
<i>Dacridium Franklini</i>	76
<i>Podocarpus</i>	77
II. Araucariaceae	
1. Cupressineae	79
<i>Biota orientalis</i>	80
<i>Juniperus communis</i>	82
<i>Cupressus funebris</i>	82
<i>Chamaecyparis pisifera</i>	83
2. Taxodineae	84
<i>Cryptomeria japonica</i>	84
3. Sequoieae	85
<i>Sequoia sempervirens</i>	85
4. Sciadopityeae	86
<i>Sciadopitys verticillata</i>	86
5. Abietineae	87
<i>Pinus Pumilio</i>	87
<i>Larix europaea</i>	88
6. Araucarieae	89
<i>Cunninghamia sinensis</i>	89
<i>Dammara australis</i>	91
<i>Araucaria brasiliana</i>	92
<i>Araucaria excelsa</i>	93

	Seite
B. Gnetaceae	
1. Ephedra	96
2. Gnetum	100
3. Welwitschia	107
Histologie, Anlage des Embryosacks	109
Taxus baccata	109
Ginkgo biloba	111
Thuja occidentalis	112
Abietineen	112
Ephedra campylopoda	115
Gnetum Gnemon	116
Deutung der weiblichen Blüthe der Coniferen und Gnetaceen	120
Missbildungen	125
Picea vulgaris	125
Tsuga Brunoniana	128
Deutung	131
Die männlichen Blüthen der Coniferen und Gnetaceen	133
Vergleich mit den Cycadeen	134
Endosperm-bildung	135
Vermehrung der Zellkerne	135
Picea	135
Vergleich mit den Angiospermen	136
Deutung der Vorgänge im Embryosack der Angiospermen	137
Uebereinstimmung im Verhalten der Pollenkörner	138
Anschluss an die Kryptogamen	139
DIE BEFRUCHTUNG BEI DEN GYMNOSPERMEN	140
Juniperus virginiana	140
Kanalzelle	141
Pinus und Picea	144
DIE ENTWICKLUNG DER KEIME EINIGER GYMNOSPERMEN	145
Juniperus virginiana	145
Pinus silvestris	146
Pinus strobus	147
Ginkgo	148
Cephalotaxus Fortunei	149
Araucaria brasiliana	150
Ephedra altissima	153
Welwitschia	155
ERKLAERUNG DER ABBILDUNGEN	157

DIE ANGIOSPERMEN

UND

DIE GYMNOSPERMEN.



EINLEITUNG.

Durch das Studium angiospermer Ovula hoffte ich Anhaltspunkte für die Beurtheilung des gymnospermen Ovulums zu gewinnen. Es sollten zunächst nur atrophe Ovula untersucht werden. Das Erscheinen der Warming'schen Abhandlung über das Ovulum ¹⁾, sowie derjenigen von Vesque über die Entwicklung des Embryosacks bei den Angiospermen ²⁾, gab meinen Untersuchungen eine grössere Ausdehnung. Es galt nunmehr, auch diesen Arbeiten gegenüber Stand zu nehmen.

Methode der Untersuchung.

Bereits wiederholt hatte ich die Gelegenheit, mich über die Methode meiner Untersuchungen auszusprechen, ich hebe nochmals das Wesentlichste hervor, und zwar weil Vesque angiebt, dass er mit Alkohol-Material nicht habe arbeiten können, da der Alkohol das Plasma undurchsichtig mache.

Das Alkohol-Material darf nicht anders als auf hinlänglich dünnen Schnitten und in Glycerin, nicht etwa in Wasser, untersucht werden. Die Objecte müssen mindestens zwei bis drei Tage in möglichst starkem, womöglich absolutem Alkohol gelegen haben.

¹⁾ Ann. d. sc. nat. Bot. VI Ser. V. T. Ausgegeben im Sommer 1878.

²⁾ Ann. d. sc. nat. Bot. VI Ser. VI T. Die erste Hälfte des Aufsatzes ausgegeben im September 1878.

Je stärker der Alkohol ist, desto weniger erscheint der Inhalt der Zellen in seiner Lagerung verändert. Da starker Alkohol die Pflanzentheile aber brüchig macht, müssen dieselben vor dem Schneiden noch einer weiteren Behandlung unterworfen werden. Ich lege sie auf 24 Stunden in ein Gemisch von gleichen Theilen absoluten Alkohols und concentrirten Glycerins. Die meisten Objecte lassen sich nun vorzüglich schneiden und füllen sich auch nicht mit Luft, was Letzteres wegen der raschen Verdunstung des Alkohols zu geschehen pflegt, wenn Alkohol-Material direct verwendet wird. In Glycerin gebracht, vertragen die Schnitte, falls es sie weiter aufzuhellen gilt, in vielen Fällen selbst den Zusatz von ein wenig Kalilauge.

Für die Untersuchung der Vorgänge im Embryosack leistet diese Methode meist vorzügliche Dienste, doch ist sie, wie ich das schon gelegentlich hervorhob, nicht unbedingt in allen Fällen zu brauchen, so namentlich kaum für wenigzellige Ovula, die sich nicht schneiden lassen. Diese letzteren sind aber im lebenden Zustande oft durchsichtig genug, um unversehrt beobachtet zu werden. Am besten hat dies in 1—3 procentiger Zuckerlösung, oder, nach dem Vorbild von Treub¹⁾, in 1—1,5 procentiger Salpeterlösung zu geschehen. Das Studium solcher Ovula ist aber von der grössten Bedeutung, weil es eine sichere Controlle über die an Alkohol-Material gewonnenen Resultate gestattet.

¹⁾ Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales. Natuurk. Verh. der koninkl. Akademie. Deel. XIX. Amsterdam 1878.

ANGIOSPERMEN.

DICOTYLEDONEN.

Zunächst wurde *Polygonum divaricatum* L. untersucht, weil ich an einem atropen, angiospermen Ovulum Anknüpfungspunkte zur Beurtheilung der Entwicklungsvorgänge bei gymnospermen Eichen zu gewinnen hoffte.

Der Vegetationskegel der rein vegetativen Sprosse, so wie auch der Inflorescenz-Achsen, von *Polygonum divaricatum* zeigt die gewöhnliche Anordnung der Zellschichten in confocale Parabeln. In dem Sinne von Hanstein wäre ein einschichtiges Dermatogen, ein meist zweischichtiges Periblem und ein in mehr oder minder zahlreichen Initialen gipfelndes Plerom zu unterscheiden. Anders sind die Verhältnisse an den Blütenanlagen. An diesen bildet sich ein confocaler Bau nicht aus, sie behalten vielmehr den coaxialen Bau ihrer Anlage, um ihn weiter auszubilden. Es hat Sachs in seiner bahnbrechenden Abhandlung „über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen“¹⁾ darauf hingewiesen, wie ein neuer, aus einem confocal gebauten Vegetationskegel sich erhebender Vegetationspunkt, zunächst den confocalen Bau nicht zeigen könne. „Es wölbt sich“ am Orte der Anlage „am stärksten die Aussenwand hervor, nach innen abnehmend die periclinalen Wände des primären Vegetationskegels; dem entsprechend erfahren auch die anticlinalen Wandstücke an dieser Stelle eine Veränderung ihres Verlaufes, um die

¹⁾ Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg Bd. II p. 82. 1878.

rechtwinkelige Schneidung beizubehalten; sie biegen sich so auswärts, dass sie innerhalb der neuen Protuberanz nach dem Scheitel derselben hin convex werden“. (l. c. p. 82). Bei vegetativen Knospen von *Polygonum* geht dieser Bau alsbald in den confocalen über, in den Blütenknospen hingegen wird er beibehalten, so dass der mediane Längsschnitt durch die Anlage, zur Zeit da die ersten Staubblätter angelegt werden sollen, ein Bild, wie unsere Fig. 1, Taf. I, zeigt. Der Vegetationskegel der Anlage ist bis auf diesen Entwicklungszustand wenig erhaben, nach vollendeter Anlage der Staubblätter beginnt er sich hervorzuwölben (Taf. I, Fig. 2). Es geschieht das auf Kosten der dicht unter der Epidermis des Scheitels gelegenen 1 bis 2 Zellschichten, welche wir in Fig. 2 in rascher Vermehrung finden. Hierdurch wird freilich ein neuer Wachstumsmodus am Scheitel nicht inauguriert, denn unsere Fig. 1 lehrt, dass auch auf vorausgegangenen Stadien die Anlage in ganz ähnlicher Weise gewachsen war. Augenscheinlich ist es diese Wachstumsart, der die Anlage die innere Anordnung der Zellreihen, die, um Sachs's Vergleich zu brauchen, gewissermassen wie die Strahlen eines Springbrunnens laufen (l. c. p. 66), verdankt. Immerhin sehen wir, dass auf dem Stadium der Fig. 2 das Wachstum mit besonderer Energie an einer eng umschriebenen Stelle des Scheitels stattfindet und ein Hervorwölben derselben veranlasst. In Fig. 3 und 4, Taf. I hat sich bei weiterer Grössenannahme der Scheitel noch mehr zugespitzt und im Umfang desselben beginnen die Anlagen für die drei Fruchtblätter sich zu erheben. Es geschieht das wiederum auf Kosten der nach innen an die Epidermis grenzenden Zellen. Der Scheitel der Blüthe erscheint nach Anlage der Fruchtblätter auf ein relativ geringes Maass reducirt. Es hält das Wachstum an demselben in ursprünglicher Richtung an und zwar mit anscheinend noch grösserer Intensität. Man findet die an die Epidermis des Scheitels grenzenden Zellen und ihre nächsten Descendenten in lebhafter Theilung begriffen. Auf diese Weise hat sich der Scheitel der Anlage bald in einen

schlanken Kegel verwandelt, dessen Wachsthum durch eine nunmehr eintretende Streckung der obersten, unter der Epidermis gelegenen Zellen vollendet wird. Dieser letzte Vorgang hat eine Zuspitzung des Kegels zur Folge. Unter den sich streckenden Zellen zeichnet sich die in der Längsachse des Organs gelegene bereits durch ihre bedeutendere Grösse aus. Die gestreckten Zellen sieht man sich alsbald theilen und zwar die mittlere, grössere, etwa in zwei Drittel ihrer Höhe, durch eine pericline Wand, die anstossenden Zellen etwa in halber Höhe durch pericline Wände, auf die in den so entstandenen Tochterzellen rasch weitere Pericline und Anticline folgen (Taf. I, Fig. 7b).

Die von der axilen Zelle abgeschnittene obere, können wir mit Warming¹⁾ als Tapetenzelle bezeichnen. Sie theilt sich alsbald durch Pericline und Anticline, so dass wir auf dem Längsschnitt sie in drei (Fig. 10, 11, Taf. II) oder vier Zellen (Fig. 8b, Taf. II) zerfallen sehen. Erst wenn die Theilung der Tapetenzelle vollendet, beginnt auch die untere grössere Zelle, die wir als die Mutterzelle des Embryosacks bezeichnen wollen, sich zu theilen an. Dieser Theilung geht eine Grössenzunahme derselben voraus und auch ihr Zellkern erreicht bedeutende Dimensionen. Dann zerfällt die Zelle in halber Höhe durch eine periclin gerichtete Wand in zwei gleiche Hälften (Fig. 10). In jeder Hälfte wiederholt sich der gleiche Vorgang. Das in Fig. 10 abgebildete Ovulum war in dem Augenblicke der eben genannten Theilung fixirt worden, in jeder der beiden Schwesterzellen liegt eine Kernspindel. In Fig. 11, Taf. II ist die Theilung vollendet und erscheint die Mutterzelle des Embryosacks in eine Reihe von vier Zellen zerlegt. Die oberste und namentlich die unterste erscheinen etwas höher als die beiden mittleren, dafür nach den Enden zu etwas verschmälert. Die Wände, die diese Zellen trennen, zeichnen sich durch ihre starke Lichtbrechung aus und

¹⁾ l. c. p. 220.

erscheinen, worauf Warming bereits hingewiesen hat ¹⁾, wie gequollen. Namentlich fällt die mittlere Scheidewand durch diese Eigenschaften auf (Fig. 11, Taf. II).

Dann fängt die unterste Zelle der Reihe sich rasch zu strecken an (Fig. 12, 13, Taf. II). Gleichzeitig wird der Inhalt der drei oberen Zellen grumös, stark lichtbrechend. Die Scheidewände zwischen den sämtlichen vier Zellen quellen noch stärker (Fig. 12, 13). Die oberen drei Zellen werden augenscheinlich von der untersten verdrängt. Diese Verdrängung erstreckt sich alsbald auch auf die Tapetenzellen, die, von unten nach oben fortschreitend, in die Desorganisation mit hineingezogen werden (Fig. 12, 13, 14, Taf. II). Der anwachsende Embryosack pflegt meist schon während dieses Vorgangs seinen Zellkern zu theilen (Fig. 14). Mit dieser Kerntheilung ist eine Zelltheilung nicht verbunden, ebensowenig als in den früher von mir beschriebenen Fällen ²⁾. Das Protoplasma des Embryosacks bleibt zusammenhängend, nur tritt eine centrale Vacuole, die sich zum Zelllumen weiter ausdehnt, in dessen Innerem auf. In Fig. 15, Taf. II sind die Schwesterzellen des Embryosacks und die Tapetenzellen völlig verdrängt und nur eine Art Kappe von stark lichtbrechender Substanz bedeckt den Scheitel des Embryosacks. Ebenso wird nun eine Verdrängung der seitlich an den Embryosack grenzenden Zellen sehr auffällig (Taf. II, Fig. 15). Diese Verdrängung hatte bereits auf dem Stadium der Fig. 11 begonnen. Auf noch jüngeren Stadien, etwa der Fig. 10 entsprechend, konnte man ausserdem eine beginnende Quellung der an die Epidermis grenzenden Zellwand im oberen Drittel des Nucellus beobachten.

Auf das Stadium der Fig. 15 folgt eine Verdoppelung der Kerne in den beiden Enden des Embryosacks (Taf. II, Fig. 16). Dann theilen sich die vier Kerne noch einmal, so dass vier

¹⁾ l. c. p. 221.

²⁾ Vgl. Ueber Befruchtung und Zelltheilung p. 29 u. ff. 1877.

Kerne im oberen, vier im unteren Ende des Embryosacks zu liegen kommen. Mit diesem letzten Theilungsschritt der Kerne ist eine Differenzirung von Zellen um je drei der Kerne in den beiden Enden des Embryosacks verbunden (Taf. II, Fig. 17), ganz so, wie ich es früher für *Orchis* und *Monotropa* beschrieben hatte.

Das vordere Ende des Embryosacks füllen die beiden Synergiden aus, deren Kerne Schwesterkerne vom letzten Theilungsschritte her sind. Das Ei ist wie gewöhnlich etwas tiefer inserirt. Der Schwesterkern des Eikerns kommt aber frei in der Embryosackhöhlung zu liegen. Das hintere Ende des Embryosacks wird von drei Gegenfüsslerinnen eingenommen, deren innerste ihren Schwesterkern ebenfalls an das Embryosackinnere abgegeben. In Fig. 17, Taf. II sind beide Synergiden zu sehen, die beiden Embryosackkerne liegen noch dem Eiapparate und den Gegenfüsslerinnen an. In Fig. 18, Taf. III deckt die eine der links gelegenen Synergiden die andere; die beiden Embryosackkerne haben sich einander sehr bedeutend genähert und zwar ist der hintere Kern gegen den vorderen gewandert. In Fig. 19, Taf. III sind wiederum beide Synergiden zu sehen und zwar in fertigem Zustande. Sie zeichnen sich jetzt durch einen schön entwickelten und gestreiften Fadenapparat, der doch deutlich eine Differenzirung ihres vorderen Endes darstellt, und durch je eine grosse Vacuole in ihrem hinteren Ende, aus. Die Zellkerne der Synergiden stossen nach vorn an die Vacuolen an. Vergleicht man diesen Bau mit früher von mir geschilderten, so sieht man, dass die Synergiden von *Polygonum divaricatum* einem sehr verbreiteten Typus angehören. Das Ei wird in Fig. 19, Taf. III von den Synergiden gedeckt. Der an dasselbe anstossende Kern ist das Verschmelzungsproduct der beiden früheren Embryosackkerne. In Fig. 20, welche ebenfalls dem fertigen Zustande entnommen ist, deckt die eine Synergide (rechts) die andere. Das Ei ist in seiner vollen Entwicklung bis an die Insertionsstelle zu sehen. Der

Kern desselben liegt, wie das auch sonst so verbreitet, dem hinteren Ende an, nach vorn grenzt an den Kern die Vacuole. Auch in diesem Falle war nur noch ein einziger Zellkern von bedeutender Grösse im Embryosacke zu sehen.

Während diese Vorgänge im Inneren des Embryosacks sich abspielten, konnte man um denselben die weiteren Fortschritte der Verdrängung benachbarter Zellen und der Quellung der, die Epidermiszellen von den nächst inneren Zellen trennenden Cellulosewand verfolgen. Fig. 16, 17 und 18, Taf. III zeigen dies in den successiven Stadien. In Fig. 19, 20 und 21, Taf. III stösst das vordere Drittel des Embryosacks unmittelbar an die gequollenen inneren Epidermiswände an. Auch die Membran des Embryosacks ist am vorderen Ende stark gequollen, sie wird schliesslich von den Synergiden resorbirt, so dass diese mit ihren Enden unmittelbar an die vordersten Epidermiszellen reichen (Taf. III, Fig. 19, 20, 21).

Die Bildung des inneren Integuments am Nucellus ist auf dem Stadium der Fig. 8b bereits eingeleitet. Es geht aus der Epidermis allein hervor. Für die Anlage des äusseren Integuments finden in Fig. 8b, Taf. II die ersten Theilungen statt. Sie betreffen nicht nur die Epidermis, sondern, wie Fig. 9, Taf. II zeigt, auch die nächst darunter liegenden Zellen. Das weitere Wachsthum beider Integumente ist aus Fig. 10 und 11, Taf. II. zu ersehen, der fertige Zustand aus Fig. 21, Taf. III. Wie letztere Figur zeigt, ist das innere Integument zweischichtig und schwillt an seinem oberen Rande durch Grössenzunahme der Zellen der inneren Schicht an. Das äussere Integument bleibt gleich stark in seiner ganzen Ausdehnung und ist der Hauptsache nach dreischichtig.

Auf dem Zustande der Fig. 8b, Taf. II haben sich auch die obersten Epidermiszellen am Nucellus zu theilen begonnen. Hierdurch wird eine kleine, zwei Zellen hohe Kernwarze gebildet (Fig. 21, Taf. III).

Ich hielt es für wichtig, auch noch den Gefässbündelverlauf

im Fruchtknoten und im Ovulum von *Polygonum divaricatum* zu verfolgen. Drei Bündel verlassen die Blütenachse, um in die Medianen der Carpiden zu treten; es folgen ihnen gleich darauf drei andere, mit den ersteren alternierende, welche in die Commissuren gehen. Dann rücken die drei übrig gebliebenen Bündel der Achse nach der Mitte des Querschnittes zusammen und vereinigen sich mehr oder weniger vollständig mit ihren Tracheen zu einem einzigen Bündel, das gerade aufwärts steigt, in den Funiculus des Ovulum tritt und in der Chalaza unterhalb des Nucellus erlischt (Taf. III, Fig. 22). Der Querschnitt durch den Funiculus unterhalb des Nucellus zeigt, dass das Funicularbündel die Tracheen in der Mitte und die dünnwandigen Zellen im Umkreise führt.

Senecio vulgaris ist ein für das Studium der Anlage des Ovulum und der Vorgänge im Embryosack relativ sehr günstiges Object. Sind nämlich die Ovula hier auch klein, so ist es doch leicht, gelungene Schnitte durch dieselben zu erhalten. Man kann sich hierbei auf den Zufall verlassen, indem man nicht einzelne Ovula präparirt, wohl aber dünne mediane Längsschnitte durch die ganzen Köpfchen ausführt. Hat man das Alkoholmaterial 24 Stunden in einem Gemisch von Alkohol und Glycerin liegen lassen, so schneiden sich die Köpfchen vorzüglich und geben in Glycerin untersucht relativ durchsichtige und doch sehr scharfe Bilder. Dabei wird man stets das eine oder das andere Ovulum richtig getroffen haben und gilt es nur, darauf hin die Schnitte sorgfältig durchzumustern.

Für die jüngsten Zustände der Ovula von *Senecio* bitte ich zunächst Warming (l. c. Taf. XII, Fig. 1—8) zu vergleichen. Das jüngste Stadium (Fig. 23, Taf. III), das ich abbilde, entspricht etwa Warmings Fig. 8. Der Nucellus ist einschichtig und umgiebt die langgezogene Embryosack-Mutterzelle. Diese führt einen reichen protoplasmatischen Inhalt und grossen Zellkern, der in gleicher Richtung wie der Embryosack gedehnt erscheint (Fig. 23). In Fig. 24, Taf. III hat sich die Mutterzelle des

Embryosacks in zwei gleiche Hälften getheilt und diese Hälften befinden sich eben wieder in Theilung. Eine Tapetenzelle wird bei *Senecio* nicht gebildet. In Fig. 25, Taf. III ist die Theilung vollendet und ist die Mutterzelle des Embryosacks somit in vier gleiche Zellen zerfallen. Die Scheidewände zwischen diesen Zellen sind aber stark lichtbrechend und gequollen, die mittlere doppelt so stark gequollen wie die beiden anderen. Nunmehr beginnt das Wachsthum der unteren Zelle, das sich in den Figuren 26, 27, 28 und 29, Taf. III verfolgen lässt, wobei die drei oberen Zellen wie bei *Polygonum* zunächst desorganisirt und dann verdrängt werden. Auch die Zellen des einschichtigen Nucellus werden zerdrückt und resorbirt (Fig. 29, Taf. III). Den Zerfall der Mutterzelle des Embryosacks von *Senecio* in fünf Zellen, wie sie von Warming in Fig. 10, Taf. XII l. c. abgebildet und auch von Vesque für seltene Fälle angegeben wird (l. c. p. 247), habe ich niemals beobachtet.

Bis auf das Stadium der Fig. 29 führte der anwachsende Embryosack nur einen Kern. In Fig. 30, Taf. III sehen wir diesen Kern verdoppelt. Eine Vacuole, die im Plasma des Embryosacks unterhalb des Kerns schon in Fig. 29, Taf. III aufgetreten war, hat sich ausserdem in Fig. 30 vergrössert. Der obere Theil des Nucellus und die Schwesterzellen des Embryosacks sind in Fig. 30 fast vollständig verdrängt. Nur eine Kappe stark lichtbrechender Substanz sitzt noch dem vorderen Ende der Embryosacks auf. Zwischen den beiden Zellkernen der Fig. 30 tritt bald eine Vacuole auf, die wir in Fig. 31 schon in bedeutender Ausdehnung finden. Der Vergleich beider Figuren zeigt, dass auch eine entsprechende Längenzunahme des ganzen Embryosacks stattgefunden hat. In Fig. 31, Taf. III hat sich auch schon jeder der beiden Kerne wieder getheilt. Die beiden oberen Kerne liegen innerhalb der Plasma-Ansammlung im vorderen Ende des Embryosacks, die beiden anderen in der Plasmabrücke, welche die beiden grossen Vacuolen von einander trennt. Der Embryosack verjüngt sich gleichmässig von dem Chalaza-Ende

gegen das Mikropyl-Ende. Bei weiterer Längenzunahme des Embryosacks rücken die Schwesterkerne etwa in seiner Längsachse auseinander (Taf. III, Fig. 32). Der Embryosack zeigt sich auf diesem Entwicklungszustande in seinem Chalaza-Ende etwas angeschwollen. Jetzt folgt die letzte Zweitheilung der Kerne und die Bildung des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen um je drei derselben (Taf. III, Fig. 33). Die beiden Synergiden nehmen das ganze vordere, sich zuspitzende Ende des Embryosacks ein. Unter denselben liegt das Ei, ebenfalls den ganzen Durchmesser des Embryosacks einnehmend. Die Gegenfüsslerinnen füllen das hintere Ende des Embryosacks auch vollständig aus. Sie liegen in einer Längsreihe, oder auch die beiden oberen neben einander. Der unteren Gegenfüsslerin fällt die grosse, hintere Vacuole des Embryosacks als Zelllumen zu, sie zeigt daher eine bedeutende Ausdehnung; ihr Zellkern pflegt im Wandplasma etwa in halber Höhe des Zelllumens zu liegen. Die beiden an das Embryosackinnere abgegebenen Kerne wandern hier sehr rasch gegen einander (Taf. III, Fig. 33, 34, 35, 36), um aber erst im fertigen Zustande des Embryosacks zu verschmelzen (Taf. III, Fig. 37, 38). Um zu diesem fertigen Zustande zu gelangen, schwillt der Embryosack bedeutend in seiner mittleren Partie an (Fig. 37, 38, Taf. III). Die Synergiden haben sich auf diesem Zustande vorne etwas abgerundet und zeigen sich hier stark lichtbrechend. Ihre Kerne liegen in dem hinteren Drittel. Durch die Anschwellung des Embryosacks ist das Ei in seinem hinteren Theile freier geworden (Taf. III, Fig. 37, 38). Die unterste Synergide theilt sich meist noch einmal, bevor der fertige Zustand erreicht ist (Taf. III, Fig. 38), so dass man nun vier Synergiden zählt. Manchmal verdoppelt sich auch nur der Kern dieser Synergide, ohne dass eine Zelltheilung folgt (Taf. III, Fig. 34). — An Stelle des verdrängten Nucellargewebes bildet sich ein besonderer Zellrahmen um den Embryosack aus, erzeugt durch die gegen dessen Oberfläche senkrechte Streckung der angrenzenden, innersten Integumentschicht (Taf. III, Fig. 37, 38).

Die Gefässbündel gehen bei *Senecio* und *Tagetes* fast in

gleicher Höhe für alle Blüthentheile ab; nichtsdestoweniger war festzustellen, dass das Ovularbündel aus zwei mit ihren Tracheen verwachsenden Bündeln hervorgeht und dass diese beiden Bündel zuletzt aus dem Blütenboden abgehen und mit den beiden Carpidenbündeln alterniren. Entsprechend seiner Zusammensetzung zeigt somit auch das Ovularbündel der Compositen, selbst innerhalb des Funiculus untersucht, centrale, von dünnwandigen Zellen umgebene Tracheen.

Lamium maculatum. Oefters fand ich hier auf dem Längsschnitt zwei völlig gleiche, subepidermoidale Zellen neben einander, scheinbar gleich berechtigt die Rolle der Embryosack-Mutterzellen zu übernehmen. Warming giebt wiederholt ähnliche Fälle an (l. c. p. 205, 206). Solche Zellen können auch in gleicher Weise in die charakteristischen Theilungen eintreten, doch verdrängt alsbald die eine Zellreihe die andere. Eine Tapetenzelle wird hier nicht gebildet, ebensowenig wie bei *Senecio*. Die betreffende subepidermoidale Zelle wird direct zur Mutterzelle des Embryosacks. Sie zerfällt in vier Zellen, von denen die unterste die drei oberen verdrängt. Ebenso bei *Salvia pratensis*¹⁾. Bei beiden Pflanzen constatirte ich weiter die Entstehung des Eiapparates und der Gegenfüßlerinnen in gewohnter Weise, ebenso die Verschmelzung der beiden Kerne im Embryosackinnern.

Das günstigste Object für das Studium der hier in Frage stehenden Vorgänge ist, meinen bisherigen Erfahrungen zufolge, *Myosurus minimus*. Es dürfte hier in der That ein Leichtes sein, sich innerhalb weniger Stunden über die wichtigsten Momente der Ovularentwicklung zu orientiren. Das Scheitelwachsthum des walzenförmigen Blütenbodens hält längere Zeit an und immer neue Fruchtblätter werden an demselben angelegt. Jedes Fruchtblatt enthält nur ein einziges hängendes

¹⁾ Vgl. Fig. 1 u. 2 bei Vesque l. c. Taf. XV, wo der Zerfall der Mutterzelle in vier Zellen zu sehen.

Ovulum und dieses ist median orientirt, so dass es auf richtig geführten Längsschnitten durch den Blütenboden gelingen kann, die ganze Entwicklungsgeschichte des Ovulum in einem Präparat vereinigt zu finden.

Eine Tapetenzelle wird bei *Myosurus* nicht abgegeben, die subepidermoidale Zelle wird direct zur Mutterzelle des Embryosacks. Sie zerfällt in drei Zellen (Taf. III, Fig. 39) und zwar in der Weise, dass sich die Mutterzelle zunächst in zwei Zellen theilt und die untere derselben die Theilung wiederholt. Die unterste Zelle verdrängt hierauf die beiden oberen, welche während dem verschleimen. In Fig. 40, Taf. IV sind noch die beiden oberen, desorganisirten Zellen zu erkennen; in Fig. 41, Taf. IV sind sie mehr oder weniger vollständig zu einem einzigen, stark lichtbrechenden Klumpen verschmolzen; in Fig. 42, Taf. IV zeigen sich diese oberen Zellen auch seitlich zusammengedrückt durch das Anschwellen der angrenzenden Nucellarzellen. In Fig. 43, Taf. IV hat sich der Zellkern des Embryosacks getheilt, die beiden verdrängten Schwesterzellen sind immer noch am vorderen Ende des Embryosacks zu sehen. In Fig. 44, Taf. IV sind auch noch Spuren derselben vorhanden; die Zellen des Nucellus erscheinen bis auf die Epidermis zerquetscht; je zwei Zellkerne sind in den beiden Enden des Embryosacks zu finden. Fig. 45, Taf. IV zeigt uns den Zustand nach Anlage der drei Zellen des Eiapparates und der drei Gegenfüßlerinnen; die eine Synergide deckt etwas die andere; die beiden Embryosackkerne haben sich einander genähert. In Fig. 46, Taf. IV sind sie zu einem Kern verschmolzen; über den Synergiden erscheint die Wand des Embryosacks stark gequollen.

Die Carpiden von *Myosurus* sind helmartig gestaltet und sitzen dem walzenförmigen Blütenboden mit breiter, durch gegenseitigen Druck annähernd rhombischer Basis auf. Das anatrophe Ovulum ist, dicht unterhalb der Bauchnaht des Carpids, dem Blütenboden inserirt, es kehrt seine Funicularseite dem Rücken des Carpids, seine Integumentseite der Blütenachse zu (Taf. IV,

Fig. 47). Das Carpid erhält ein Gefässbündel aus dem Gefässbündelcylinder der Büthenachse. Dieses Bündel biegt erst sanft, dann aber scharf, nach aussen und spaltet sich in der Mitte der rhombischen Insertionsstelle des Carpids in zwei gleiche Aeste. Diese gehen nach oben und unten, unter annähernd rechtem Winkel, gegen ihr Mutterbündel ab. Der untere Ast tritt in die Mediane des Carpids; der obere spaltet sich etwas unterhalb der Ansatzstelle der Bauchnaht des Carpids in drei gleiche Zweige (Taf. IV, Fig. 48); der mittlere geht in den Funiculus des Ovulum, die beiden seitlichen treten, schwach divergirend, in die Carpidränder ein, umlaufen innerhalb derselben die ganze Fruchtknotenöhlung und biegen endlich, so wie es Fig. 47, Taf. IV zeigt, in die Rückenfläche des Carpids um.

In mancher Beziehung von den bisher geschilderten Fällen abweichend, verhält sich *Rosa livida*. Die Figuren 49 und 50, Taf. IV, führen uns sofort in alle die vorhandenen Differenzen ein. Zunächst fällt uns die ungewohnte Zahl der gleich grossen und in gleicher Weise getheilten Zellen der subepidermoidalen Schicht auf. Zwei gleiche Zellen haben wir an solchen Orten auf Längsschnitten schon gesehen, hier finden wir deren bis vier (Taf. IV, Fig. 50). Die Art, wie diese Zellen an die tiefer gelegenen Zellreihen anschliessen, spricht dafür, dass sie durch anticlin gerichtete Wände sich vermehrt haben. Die genannten Zellen haben bereits je eine Tapetenzelle abgegeben und die letzteren sich weiter durch Theilung vermehrt. Das auffällige des Bildes, das uns die Figuren 49 und 50, Taf. IV, bieten, wird noch durch die Theilungen gesteigert, welche die Epidermiszellen, vornehmlich am Scheitel des Nucellus erfahren, haben. Wie eine Wurzelhaube der Wurzelspitze, sitzt die Epidermiskappe der subepidermoidalen Schicht auf.

Die Mutterzellen des Embryosackes verjüngen sich nach unten zu; ihr Zellkern liegt in ihrem weitesten, oberen Ende. Durch wiederholte Zweitheilung zerfallen nun die Mutterzellen in je eine Reihe von Zellen (Taf. IV, Fig. 51, 52). Gewöhnlich

ist die Zahl der so gebildeten Zellen je vier, in manchen Reihen kann man derer auch fünf, vielleicht selbst sechs zählen. Manche Mutterzellen können auch ungetheilt bleiben, wie beispielsweise diejenige rechts in Fig. 51, Taf. IV, die mittlere in Fig. 52, Taf. IV. Diese Mutterzellen waren jedenfalls in der Entwicklung gegen die benachbarten etwas zurückgeblieben und werden nun durch letztere an ihrer Theilung verhindert. Während diese Theilungsvorgänge sich im Innern der Embryosack-Mutterzellen abspielten, haben sich aber auch die Tapetenzellen weiter vermehrt; so auch die von der Epidermis stammenden Zellen. Alle diese Zellen haben sich auch mit Stärke gefüllt und hält es nunmehr nicht immer leicht, die Tapetenzellen gegen die epidermoidalen Zellen abzugrenzen, wenn es doch auch in manchen Fällen selbst noch auf älteren Zuständen gelingt (Taf. IV, Fig. 53).

Nunmehr beginnen einzelne der aus dem Embryosack-Mutterzellen hervorgegangenen Schwesterzellen zu wachsen. Fast immer sind es hier die obersten Zellen der Reihen (Taf. IV u. V, Fig. 53—57), nicht die untersten, wie in allen bisher betrachteten Fällen. Hat die oberste Zelle einer Reihe in Folge mangelnder Raumverhältnisse sich nicht kräftig entwickeln können, so tritt wohl die nächst tiefere in ihre Rolle ein, hin und wieder versuchen es auch die beiden oberen Zellen einer Reihe des Embryosacks auszuwachsen (Taf. IV, Fig. 54). Ueberhaupt tritt hier aber alsbald eine starke Concurrenz zwischen den auswachsenden Anlagen ein und manche wird frühzeitig, manche noch später unterdrückt. Dem beginnenden Auswachsen der Zelle folgt alsbald die erste Theilung ihres Zellkerns (Taf. IV u. V, Fig. 55, 56, 57). Wie in anderen Fällen, so auch hier, halten sich die beiden Kerne an die beiden Enden des Embryosacks. Die weiteren Vorgänge im Embryosack folgen in gewohnter Weise. Verdrängt werden durch die Anlagen zunächst die Tapetenzellen, dann dringen sie in die gestreckten, mit Stärke gefüllten epidermoidalen Schichten ein; meist erriecht ein

Embryosack nur, mit seinem vorderen Ende das Integument und kommt zur Herrschaft über die anderen. Die nach unten zu an den Embryosack grenzenden Schwesterzellen müssen früher oder später ebenfalls weichen, die anschwellenden hinteren Enden des Embryosacks füllen den von ihren Schwesterzellen ursprünglich eingenommenen Raum schliesslich völlig aus. Oft stossen sie aber auch auf blasenförmige Gebilde, welche länger widerstehen und frühzeitig abortirte Embryosäcke vorstellen.

Meine früheren Untersuchungen über *Rosa livida*¹⁾ hatten sich nicht bis auf die jüngsten Zustände der Ovular-Anlagen erstreckt, doch gab ich bereits an, dass es die oberen Zellen der Reihen sind, welche zu den Embryosäcken auswachsen.

Fragaria vesca differenzirt mehrere subepidermoidale Zellen in gleicher Weise wie *Rosa*, diese geben auch Tapetenzellen ab und ebenso beginnt auch die Epidermis über dem Nucleus sich zu theilen. Doch noch vor erfolgter Theilung der Embryosack-Mutterzellen gewinnt die mittelste derselben die Oberhand über die anderen, so dass letztere gar nicht zur weiteren Entwicklung gelangen. Auch ist es hier die unterste der von der Embryosack-Mutterzelle gebildeten Schwesterzellen, die zum Embryosack auswächst.

Es wird somit der abweichende Vorgang bei *Rosa* durch *Fragaria* an die übrigen Fälle wieder angeknüpft. Zahlreiche Mittelformen dürfte die weitere Untersuchung der Rosaceen noch ausweisen. Bis jetzt ist mir aber *Rosa* das einzig bekannte Beispiel in welchem: erstens, die oberen Zellen der Reihen zu Embryosäcken anwachsen; zweitens, mehrere Schwesterzellen einer Reihe zu Embryosäcken werden können. Alle sonst von mir und jetzt auch von meinen Schülern untersuchten angiospermen Pflanzen bleiben in dem allgemeinen, nur wenig modificirten Typus.

¹⁾ Befruchtung und Zelltheilung p. 36.

MONOCOTYLEDONEN.

Besonders solche sind für das Studium geeignet, bei welchen die Ovularanlagen rechtwinkelig von den Fruchtblatträndern abgehen. Da gelingt es leicht, die jüngeren Entwicklungszustände auf Querschnitten durch den ganzen Fruchtknoten zu gewinnen; bei weiterer Grössenzunahme pflegen sich dann die Ovula gegeneinander zu verschieben und müssen nun herausgenommen und einzeln geschnitten werden, weil Schnitte durch den ganzen Fruchtknoten sie kaum mehr richtig treffen.

Bei *Tritonia aurea* giebt die subepidermoidale Zelle zunächst eine Tapetenzelle ab, welche rasch in vier über Kreuz gestellte Tochterzellen zerfällt. Die Embryosack-Mutterzelle theilt sich hierauf in zwei Zellen (Taf. V, Fig. 58) und diese wiederum in je zwei (Taf. V, Fig. 59). In seltenen Fällen unterbleibt die Theilung in der oberen Zelle, so dass man nur drei, aus der Embryosack-Mutterzelle hervorgegangene Schwesterzellen zählt. Die unterste Zelle verdrängt nun die verschleimenden Schwesterzellen und Tapetenzellen. Die Epidermis am Scheitel des Nuccellus geht in Theilungen ein. Die weiteren Vorgänge im Inneren des Embryosacks wickeln sich in gewohnter Weise ab.

Sisyrinchium iridifolium, wie *Tritonia* eine Iridee, bildet dennoch keine Tapetenzelle; die subepidermoidale Zelle wird vielmehr unmittelbar zur Embryosack-Mutterzelle und zerfällt durch zweimalige Zweitheilung in vier gleiche Zellen (Fig. 60). Die Scheidewände zwischen diesen Zellen quellen stark, namentlich wiederum die mittlere. Die unterste Zelle verdrängt hierauf die oberen. Fig. 61, Taf. V zeigt sie in dem Stadium, in welchem ihr Zellkern sich bereits verdoppelt hat.

Die Figur 62, Taf. V zeigt ein junges Ovulum von *Hemerocallis fulva* in dem Augenblicke, da sich eine subepidermoidale Zelle am Scheitel der Anlage zu markiren anfängt. Eben beginnt sich auch das innere Integument zu erheben und für das äussere lassen sich links in der subepidermoidalen Schicht die ersten

Theilungen erkennen. Der Nucellus ragt kaum über die innere Integumentsanlage vor. Es kommt bei *Hemerocallis* auch vor, dass zwei völlig gleiche subepidermoidale Zellen den Scheitel der Anlage einnehmen. In einem einzigen Falle habe ich die Bildung einer Tapetenzelle beobachtet (Taf. V, Fig. 63), sonst war die subepidermoidale Zelle stets direct, nachdem sie sich zuvor auffallend gestreckt (Taf. V, Fig. 64), in vier gleiche, durch quellende Wände getrennte Zellen zerfallen (Taf. V, Fig. 65). Die oberen Zellen werden wiederum desorganisirt und von der unteren, auswachsenden verdrängt (Taf. V, Fig. 66, 67).

Anthericum ramosum erschien mir als das unter den Monocotylen günstigste Object für das Studium der Ovular- und Embryosackanlage. Die subepidermoidale Zelle, welche zur Embryosackbildung verwendet werden soll, zeichnet sich frühzeitig durch ihre keilförmige Gestalt aus. Sie giebt sehr bald eine Tapetenzelle ab (Taf. V, Fig. 68). Diese Tapetenzelle zerfällt in eine grosse Anzahl in einer Ebene angeordneter Tochterzellen (Taf. V, Fig. 69, 70). Die Embryosack-Mutterzelle nimmt aber an Länge zu, indem sie sich gleichzeitig noch mehr zuspitzt (Taf. V, Fig. 70). Wie in anderen Fällen, so auch hier, folgen die seitlich an die Embryosackzelle anstossenden Zellen der Streckung derselben durch fortgesetzte anticline und pericline Theilungen (Fig. 70). Die keilförmige Embryosack-Mutterzelle führt einen grossen Zellkern in ihrem vorderen, erweiterten Ende. Hier erfolgt nunmehr eine Theilung, durch welche eine flache aber breite vordere Zelle und eine längere, sich aber stark zuspitzende, hintere Zelle gebildet wird (Taf. VI, Fig. 71). Die hintere Zelle theilt sich nun noch einmal in gleicher Weise, so wie das Fig. 72, Taf. VI zeigt. Dann fängt die zugespitzte, unterste Zelle sich zu strecken an und verdrängt die beiden oberen. Ihr Zellkern theilt sich gleichzeitig (Taf. VI, Fig. 73, 74). In Fig. 75, Taf. VI hat sich die Theilung der Zellkerne wiederholt, in gewohnter Weise. Wie diese Figur 75 auch zeigt, sind die hinteren Zellkerne bereits gegen einander in der Längsachse

der Anlage verschoben; hierdurch wird eine, oder werden zwei Gegenfüsslerinnen, später in einer, in das umgebende Gewebe vertieften Zuspitzung des Embryosackes zu liegen kommen.

Wir haben nunmehr zwei Liliaceen kennen gelernt, von denen die erste eine Tapetenzelle nicht bildet und ihre Embryosack-Mutterzelle in vier Zellen zerlegt, die zweite eine Tapetenzelle bildet und nur drei Zellen aus der Embryosack-Mutterzelle erzeugt. Einer dritten Liliacee, *Allium fistulosum*, die wir endlich noch betrachten wollen, fehlt, wie der ersten, die Tapetenzelle, ihre Embryosack-Mutterzelle zerfällt ausserdem aber nur in zwei Zellen. Wir sehen also, dass diese Verhältnisse innerhalb einer und derselben Familie schwankend sind, und dürfen ihnen daher eine besondere Tragweite nicht beilegen. Bei *Allium fistulosum* finden wir nun zunächst eine grosse Embryosack-Mutterzelle mit grossem Zellkern im vorderen Ende. Sie geht unmittelbar aus der subepidermoidalen Zelle hervor (Taf. VI, Fig. 76). Es folgt die Theilung, durch welche eine vordere Zelle von einer zweimal höheren, hinteren Schwesterzelle geschieden wird (Taf. VI, Fig. 77, 78). Sehr rasch wird diese Zelle desorganisirt und von der unteren, deren Zellkern auch gleich in Theilung eingeht, verdrängt (Taf. VI, Fig. 77, 78, 79). Die beiden Kerne des jungen Embryosackes theilen sich entweder sehr rasch, bevor noch derselbe bedeutender an Grösse zugenommen und kaum ein Lumen erhalten hat: dann liegen die vier Kerne fast in einer geraden Linie nahe an einander (Taf. VI, Fig. 81); oder die Theilung erfolgt, nachdem der Embryosack zuvor entsprechend gewachsen ist und ein entwickeltes Zelllumen aufzuweisen hat: dann liegen die beiden sich theilenden Kerne im Wandplasma und zwar entweder auf derselben oder an verschiedenen Seiten des Embryosacks (Taf. VI, Fig. 80). Es pflegen sich jetzt durch das Zelllumen hindurch einzelne Protoplasmafäden oder Protoplasmaplatten hinzuziehen, welche, in Alkohol erhärtet, den Embryosack in unregelmässige Kammern zerlegen.

Die Zellen des Eiapparates zeigen im fertigen Zustande

eine ungewohnte Ausbildung. Die eine Synergide nimmt nämlich für sich allein den Scheitel des Embryosacks in Anspruch, während die andere tiefer inserirt ist (Taf. VI, Fig. 83, 84, 85, 86). Das Ei ist ausserordentlich klein, fast nur auf den Zellkern beschränkt, es liegt unter der höher inserirten Synergide. Der vordere, freie Zellkern des Embryosackinneren verbleibt unter der tiefer inserirten Synergide; er verschmilzt zunächst nicht mit dem hinteren Kern, der ebenfalls an die Gegenfüsslerinnen angelehnt bleibt. Die Gegenfüsslerinnen selbst zeigen in ihrer Anordnung nichts Ungewohntes.

Da die Deutung der Bilder, soweit sie den Eiapparat betreffen, hier einige Schwierigkeit macht, so will ich dieselben der Reihe nach erläutern. In Fig. 83, Taf. VI, liegt rechts die höher inserirte Synergide, unter derselben das kleine Ei; links die tiefer inserirte Synergide, deren Inhalt auch sehr spärlich ist, und unter ihr der vordere Embryosackkern. In Fig. 84, Taf. VI, liegt rechts die vordere Synergide und das Ei, links die sehr tief verschobene hintere Synergide und der vordere Embryosackkern. In Fig. 85, Taf. VI vordere Synergide und Ei links, ebenso in Fig. 86, Taf. VI. In allen diesen Figuren erscheint das Embryosackinnere durch die schon erwähnten Plasmaplatten in unregelmässige Kammern von schwankender Zahl getheilt. Die Platten verlaufen meist der Quere mit stärkerer oder geringerer Neigung, manchmal auch zerlegen sie das Embryosackinnere in eine rechte und linke Hälfte.

Die ungewohnten Anordnungen im Eiapparat mussten die Frage aufwerfen, ob denn auch in diesem Falle die Synergiden um Schwesterkerne sich bilden und ob auch als solche hier Eikern und vorderer Embryosackkern zu einander gehören. Sieht es doch an den Bildern umgekehrt fast aus, als ob der Eikern zu dem Kern der vorderen Synergide, der Embryosackkern zu der hinteren Synergide gehören möchte. Da es mir von Interesse schien, sicherzustellen, ob für alle Fälle die früher von mir beobachteten Beziehungen gelten, so verwendete ich viel Mühe

darauf, um entscheidende Theilungszustände zu erhalten. Die Schnitte sind hier nicht leicht zu führen. In jedem der drei Fächer des Fruchtknotens stehen aufrecht, parallel zu einander, zwei Ovula, mit nach aussen gekehrter Integument-, nach innen gekehrter Funicularseite. Senkrecht gegen die Mediane eines der Fächer gilt es daher den Längsschnitt zu führen und können im allergünstigsten Falle aus einer Blüthe nur zwei gute Präparate gewonnen werden. Nun handelt es sich aber noch um den bestimmten, jedenfalls sehr rasch ablaufenden Theilungszustand. Ungeachtet ich die Blüthen sehr sorgfältig nach ihrer Grösse sortirte und schliesslich nur Blüthen annähernd eines Entwicklungszustandes schnitt, wurde meine Geduld bei dieser Gelegenheit sehr auf die Probe gestellt. Endlich gelang es mir, das in Fig. 82, Taf. VI abgebildete Präparat zu erhalten, aus dem unzweifelhaft hervorgeht, dass auch hier, wie in allen anderen bisher beobachteten Fällen, die Synergiden Schwesterkerne enthalten und ebenso Eikern und vorderer Embryosackkern zu einander gehören. Entsprechend der tieferen Stellung der einen Synergide, erfolgt die Theilung der Kerne bereits in schräger Richtung. Gleichzeitig spielen sich in gewohnter Weise die Theilungen für die Kernanlage der Gegenfüsslerinnen und des hinteren Embryosackkerns ab.

Die Verschmelzung der beiden freien Embryosackkerne erfolgt hier äusserst spät, erst bei Beginn der Befruchtung (Taf. VI. Fig. 87). Will man dieselbe sehen, so muss man daher Schnitte durch junge Fruchtanlagen machen, nachdem die Blüthentheile schon längst verwelkten. Die so spät erfolgende Verschmelzung bringt es wohl auch mit sich, dass eine Trennungslinie zwischen den beiden vereinigten Kernen dauernd in Gestalt einer stark lichtbrechenden Wand markirt bleibt. In Fig. 87, Taf. VI sieht man links die höher inserirte grössere Synergide, rechts die tiefer inserirte kleinere, in der Mitte zwischen beiden das von einer Membran umgebene doch noch ungetheilte Ei. Unterhalb der grösseren Synergide der aus zwei Kernen hervorgegangene Embryo-

sackkern, mit deutlicher Trennungslinie und zwei Kernkörperchen. Die Synergiden erscheinen in diesem Zustande, der ihrer Desorganisation nur kurz vorausgeht, sehr vergrössert, sind von feinkörnigem Protoplasma erfüllt und haben enorm angeschwollene Zellkerne mit stark lichtbrechenden Kernkörperchen aufzuweisen.

Der Umstand, dass bei *Allium fistulosum* die Verschmelzung der beiden Embryosackkerne wenn auch so spät, immerhin vor Beginn der Endospermibildung erfolgt, beweist, welche Wichtigkeit dieser Verschmelzung zukommen muss.

Ich habe in meiner Abhandlung über Befruchtung und Zelltheilung geschildert (p. 29), wie bei *Orchis pallens* (und auch *Monotropa Hypopitys*) von der grossen, centralen, subepidermoidalen Zelle (l. c. Taf. II, Fig. 72) eine obere, kleinere abgetrennt wird (l. c. Fig. 73). Hierauf wird eine zweite, ähnliche gebildet, wie ich annahm, durch Theilung der oberen, kleinen Zelle, wie ich jetzt aber nach Analogie verbessern muss, durch nochmalige Theilung der unteren, grossen Zelle (l. c. Fig. 74). Hierauf wächst die untere, grössere Zelle und verdrängt die beiden oberen, so dass diese alsbald nur eine stark lichtbrechende Kappe an ihrem Scheitel bilden. Gleichzeitig geht der Embryosackkern in die erste Theilung ein (l. c. Fig. 75), der dann die folgenden sich anschliessen.

Diese Angaben controlirte ich nun an *Gymnadenia conopsea*, die mir in Alkohol zur Verfügung stand. Freilich wäre es in diesem Falle günstiger gewesen, frisches Material zu studiren, doch auch an zarten Schnitten durch den Fruchtknoten, wenn solche Ovula getroffen hatten, war der Thatbestand unschwer festzustellen. Die in charakteristische Entwicklung eingehende Zelle schliesst auch hier die centrale, durch das ganze Ovulum laufenden Reihe ab. Sie wird nur von der Epidermis überzogen. Nachdem sie eine bedeutende Grösse erreicht hat (Taf. VI, Fig. 88), theilt sie sich, in zwei Drittel Höhe, seltener fast in halber Höhe, durch eine Querwand (Taf. VI, Fig. 89).

Dieser Theilung folgt eine zweite. Um feststellen zu können, welche der beiden Zellen sich nochmals getheilt hat, suchte ich nach den Theilungszuständen. Wie aus Fig. 90, Taf. VI und vielen anderen Bildern, die ich gesehen habe, hervorgeht, erfolgt auch hier die nochmalige Theilung in der unteren, grösseren Zelle. Fig. 91, Taf. VI zeigt die ursprüngliche Embryosack-Mutterzelle in die drei Zellen zerlegt, das Bild entspricht den von mir für *Orchis pallens* (l. c. Taf. II, Fig. 74) und für *Monotropia Hypopitys* (l. c. Taf. III, Fig. 106) veröffentlichten und in der Theilungsart auch den nunmehrigen Bildern von *Anthericum ramosum*.

Diesem Entwicklungsmodus schliesst sich auch von neu untersuchten Pflanzen *Tradescantia virginica* an, doch wird bei derselben eine Tapetenzelle abgegeben bevor die Embryosack-Mutterzelle in die zwei kleineren, oberen und die grössere, untere Zelle zerfällt. Die Tapetenzelle theilt sich in mehrere in einer Ebene gelegene Zellen (Taf. VI, Fig. 93). Ich habe diese Figur in meine Tafeln aufgenommen, auch wegen der verhältnissmässig tief gelegenen Anlage der Integumente; es erinnert das Bild in dieser Beziehung an die Orchideen, während es ein Extrem solchen Fällen gegenüber wie *Hemerocallis fulva* (Taf. V, Fig. 62) vorstellt.

Die bisher gewonnenen Resultate, so weit dieselben die Anlage des Embryosacks und die Vorgänge innerhalb desselben betreffen, lassen sich in einigen Worten zusammenfassen. Der Embryosack geht aus den subepidermoidalen Zellen am Scheitel des Nucellus hervor. Diese Zellen strecken sich zunächst und eine derselben, die centrale, seltener mehrere, werden zu Initialen der Embryosackbildung. Die übrigen subepidermoidalen Zellen betheiligen sich nur, durch fortgesetzte Theilungen sich vermehrend, am Aufbau des Nucellus. In sehr reducirten Eichen, wie denjenigen von *Orchis* und *Monotropia*, ist von An-

fang an nur eine terminale, innere Zelle vorhanden, welche unmittelbar von der Epidermis überzogen wird.

Die Embryosack-Initialen werden entweder direct Embryosack-Mutterzellen oder geben zuvor noch nach oben eine Tapetenzelle ab. Die Tapetenzelle pflegt sich weiter zu theilen. Die mittlere Embryosack-Mutterzelle verdrängt, wenn mehrere angelegt worden sind, die anderen, nur bei *Rosa* entwickeln sich alle oder fast alle Embryosack-Mutterzellen weiter. Die Embryosack-Mutterzelle zerfällt in dem einfachsten Falle (*Allium fistulosum*) in nur zwei Zellen, eine kleine obere und eine grössere untere; oder durch nochmalige Theilung der unteren Zelle (bei *Orchis*, *Gymnadenia*, *Anthericum* etc.) in zwei kleinere obere und eine grössere untere Zelle; oder endlich durch wiederholte Zweitheilung der beiden ersten Zellen in vier ziemlich gleiche Zellen. Bei *Rosa* können sogar mehr als vier Zellen aus einer Embryosack-Mutterzelle gebildet werden. Die Wände, welche die Zellen von einander trennen, sind meistens sehr stark lichtbrechend und quellbar, vornehmlich zeichnet sich durch diese Eigenschaft die, bei dem ersten Theilungsschritt angelegte Scheidewand aus. Hierauf beginnt die unterste der angelegten Zellen zu wachsen und verdrängt die über ihr gelegene, so wie auch die Tapetenzellen. Nur bei *Rosa* sind es die oberen Zellen der Reihen, die sich weiter entwickeln und können sogar mehrere Zellen einer Reihe zu Embryosäcken auswachsen.

Im Inneren des Embryosacks erfolgt eine Kerntheilung und die beiden neuen Kerne lagern sich an den beiden Enden des Sackes. Hier wiederholt sich noch zwei Mal die Theilung und mit dem letzten Theilungsschritt ist eine Zellbildung um je drei Kerne vorn und hinten im Embryosack verbunden. Um zwei Schwesterkerne bilden sich die Gehülfinnen oder Synergiden, welche das vorderste Ende des Embryosacks einnehmen. An dieselben anschliessend, entsteht das etwas tiefer inserirte Ei, während der Schwesterkern des Eikerns als freier Embryosackkern der inneren Höhlung des Embryosacks zufällt. Im hinteren Ende

des Embryosacks entstehen um drei Zellkerne die Gegenfüßlerinnen, während der vierte Kern ebenfalls an das Embryosackinnere abgegeben wird. Die beiden freien Kerne des Embryosacksinneren verschmelzen mit einander entweder sofort oder auch später, sehr spät bei *Allium fistulosum*, wo der Vorgang sich erst während der Befruchtung abspielt. Durch ausbleibende Theilung des perimären Synergidenkerns kann die Zahl der Synergiden auf eins beschränkt werden, wie ich solche Fälle früher beschrieb: es mag auch eine Synergide später obliteriren können und so die Zahl nachträglich auf eins sinken. Mehr als zwei Synergiden habe ich nicht gesehen. Die Zahl der Eier ist eins, zwei kommen als Ausnahme hin und wieder in sonst ein-eigen Eichen vor, nur *Santalum* hat unter den bis jetzt unter-suchten Pflanzen normal zwei Eier. Wahrscheinlich erfolgt hier eine nochmalige Theilung des Eikerns, möglich aber auch, dass der sonst freie, obere Embryosackkern zur Bildung des zweiten Eies verwerthet wird und der untere Embryosackkern allein den Embryosack zu versorgen hat. Die Zahl der Gegenfüßlerinnen könnte durch unterbliebene Theilung des einen Kerns oder nach-trägliches Obliteriren auch sinken, oder auch durch nachträg-liche Theilung der einzelnen Gegenfüßlerinnen vermehrt werden, so wie wir beispielsweise bei *Senecio vulgaris* eine solche Theilung der untersten Gegenfüßlerin häufig beobachteten.

In meiner Abhandlung über Befruchtung und Zelltheilung konnte ich bereits auf Grund völliger Uebereinstimmung von *Orchis* und *Monotropa* und sonstiger bestätigender Erfahrungen, die Vermuthung aussprechen: die im Embryosack von *Orchis* und *Monotropa* beobachteten Erscheinungen dürften allgemeine Geltung bei den Angiospermen besitzen.

Diese Vermuthung ist mir nun zur vollen Gewissheit geworden. Zwar sind inzwischen anderslautende Angaben von Vesque¹⁾

¹⁾ Ann. d. sc. nat. Bot. Tome IV. Ser. VI. Nro. 3 et 4 im September 1878 erschienen.

veröffentlicht worden, allein ich zweifle nicht daran, dass Vesque, namentlich bei Anwendung richtigerer Beobachtungsmethoden, schliesslich zu denselben Resultaten wie ich gelangen wird. Sagt Vesque doch selbst, seine Untersuchungen wären nicht abgeschlossen gewesen (l. c. p. 241); schade nur, dass er unter diesen Umständen sich entschloss, dieselben zu veröffentlichen. Vesque hat constant übersehen, dass die eine der aus der Embryosack-Mutterzelle hervorgegangenen Zellen die andern verdrängt und allein zum Embryosack wird; er lässt den Embryosack vielmehr aus den sämtlichen Zellen der Embryosack-Mutterzelle hervorgehen. Die von mir in dem Embryosack beobachteten Vorgänge vertheilt er daher auf verschiedene Zellen. Bei *Senecio vulgaris* (l. c. p. 246) beispielsweise zerfällt die Embryosack-Mutterzelle, wie richtig angegeben wird, in vier übereinander gelegene Zellen. Die Wand, welche die oberste Zelle, welche Vesque erste nennt, von der nächstfolgenden, zweiten, trennt, soll alsbald resorbiert werden, doch der protoplasmatische Inhalt beider Zellen sich nicht vermischen. Die zweite Zelle schwillt nun immer mehr an, ihr Kern bleibt erhalten und erscheint auf Plasmafäden suspendirt. Die erste Zelle giebt aber den Ursprung zwei Bläschen, einem fertilen, tiefer inserirten und einer höher gelegenen Synergide. Die dritte und vierte Zelle, oder auch die dritte, vierte und fünfte, wenn deren fünf entstanden sind, werden direct zu Anticlinen, wie Vesque solche, seiner Vorstellung nach, direct aus Tochterzellen der Embryosack-Mutterzelle hervorgegangene Gebilde, zum Unterschied von den durch Theilung aus einer solchen Zelle hervorgehenden Gegenfüsslerinnen, nennt. Diese Anticlinen bleiben superponirt in dem cylindrischen „caecum“, welches den Embryosack an dem Chaleazaende abschliesst. Die Scheidewände zwischen den Anticlinen sollen später mehr oder weniger vollständig schwinden. — Für *Clematis Vitalba* (l. c. p. 264) stimmen, was die weiteren Zustände anbetrifft, die Angaben von Vesque im Wesentlichen mit den meinigen überein, nur sieht er auch hier nicht das Auswachsen der unteren Zelle

der aus der Embryosack-Mutterzelle hervorgegangenen Reihen und die Verdrängung der oberen, vielmehr nimmt er die Verschmelzung zweier Schwesterzellen zur Anlage des Embryosacks an. — Selbst bei *Orchis* konnte sich Vesque von der Verdrängung der oberen Zellen nicht überzeugen, was doch ein Leichtes ist; er lässt den Eiapparat aus der obersten Zelle hervorgehen (l. c. p. 270).

Im Speciellen setzt Vesque noch Folgendes an meinen Angaben aus. Zunächst für *Bartonia* sollen die Figuren zu der Deutung nicht passen. Denn in Figur 10, meiner Tafel IX sieht man statt drei nur zwei Zellkerne im Grunde des Embryosacks und dazu noch in einer Zelle vereinigt. Die Sache ist nun einfach die, dass die Trennungswände zwischen den Gegenfüßlerinnen bei dieser Lage des Präparats nicht zu sehen waren, ausserdem, wie ich aus meiner Originalzeichnung entnehme, der obere Kern links einen gerade unter ihm gelegenen deckte. In Figur 11 sollen hingegen vier Zellkerne in dem Embryosackgrunde liegen, während doch nur drei vorhanden sein sollten. Bei Vergleich mit dem Original finde ich nun, dass die Verdoppelung des Kerns in der oberen rechten Zelle ein Werk des Lithographen ist und bei der Correctur passirte. Veranlasst wurde der Irrthum durch ein in den Zellkern eingetragenes langgezogenes Körnchen. Es gilt das für den vorliegenden Fall, ist im Allgemeinen aber nicht ausgeschlossen, dass sich nicht eine der Gegenfüßlerinnen auch nachträglich noch theilen sollte, so wie wir dies für die unterste Gegenfüßlerin bei *Senecio vulgaris* oft zu beobachten Gelegenheit hatten (Taf. III, Fig. 34, 38). — Weiter will Vesque in einem Drittel der Fälle nur zwei „Keimbläschen“ bei *Torenia Fournieri* gefunden haben (l. c. p. 259), während ich deren constant drei für *Torenia asiatica* angebe. Abgesehen davon, dass es oft schwer ist, sich von der Existenz von zwei Synergiden zu überzeugen, wenn die eine die andere vollständig deckt, so kann es ja auch sein, dass bei *Torenia Fournieri* und selbst auch bei manchen Individuen von *Torenia*

asiatica nur eine Synergide gebildet wird. Solche Fälle habe ich namentlich für *Ornithogalum nutans* früher beschrieben und abgebildet (p. 38) und angenommen, dass dann die Theilung des Synergidenkerns entweder unterblieb, oder die eine Synergide später obliterirte. Sonst hat diese Abweichung an den übrigen Vorgängen nichts geändert. In der Anmerkung l. c. p. 270 wird, ohne übrigens viel Gewicht darauf zu legen, die entwicklungsgeschichtliche Aufeinanderfolge meiner Figuren 72 und 73 angezweifelt, weil in Fig. 72 die centrale Zelle breiter ist, die anstossenden Epidermiszellen des Nucellus mehr abgeflacht als in Fig. 73. Dazu will ich bemerken, dass die Ovula von *Orchis pallens* von Pflanze zu Pflanze in ihrer Grösse etwas schwanken, dabei auch die Bilder in ihren Dimensionen verschieden ausfallen können, je nachdem die Ovula von der Front oder von der Seite gesehen werden. — Besonders betont Vesque, dass die von mir aufgestellte Theorie der Vorgänge im Embryosack schwer in Einklang zu bringen sei mit den von mir selbst bei *Sinningia* geschilderten Fällen, wo zwei Eier, somit vier Zellen im Eiapparat gelegen hätten; noch schwerer mit *Santalum album*, wo diese Zahl sich regelmässig im Eiapparat vorfinde. Denn wie sollte es möglich sein, dass nach Abgang eines Embryosackkerns noch vier Kerne im Eiapparat zurückbleiben (l. c. p. 267). Wie vielleicht erinnerlich, suchte ich diese Fälle durch eine ergänzende Theilung des Eikerns zu erklären (l. c. p. 48) und zwar weil ich bei *Santalum* öfters zwei Kerne in unbefruchteten Embryosäcken vorfand. Definitiv wird sich über diesen Ausnahmefall erst mit Hilfe der Entwicklungsgeschichte entscheiden lassen, leider fehlt es mir für dieselbe immer noch an Material¹⁾. Möglich ist es auch, wie ich das in der vorhin gegebenen Zusammenstellung schon betonte, dass bei *Santalum* und ausnahmsweise auch bei *Sinningia* und anderen Pflanzen, die zwei Eier da-

¹⁾ *Thesium intermedium*, das ich nach dieser Richtung verglich, zeigt nur ein Ei.

durch zu Stande kommen, dass der obere Embryosackkern wie sein Schwesterkern zur Eibildung verwendet wird; dann müsste der untere Embryosackkern allein den Embryosack versorgen. Das wäre die einzige Abweichung von dem sonst gültigen Vorgang, die ich nach Einblick in die Verhältnisse, hier annehmen könnte.

Die ganze Vorstellung, von der Vesque ausgeht, ist aber die: dass die Zellen, in welche die Embryosack-Mutterzelle zerfällt, den Pollen-Mutterzellen homolog sind und dass die Bildung des Eiapparats und der Gegenfüßlerinnen, die er in solchen Zellen annimmt, der Tetradenbildung in den Pollen-Mutterzellen entspricht. Die Tetradenbildung könne aber in den einzelnen Zellen mehr oder weniger reducirt oder auch ganz unterdrückt werden und daraus die verschiedenen Modificationen der Entwicklungsvorgänge, die Vesque beobachtet haben will, hervorgehen ¹⁾.

Die Idee zu der Vesque'schen Deutung geht aber von Warming aus, der in seiner Schrift über das Ovulum ²⁾ bereits die aus der Urmutterzelle des Embryosacks (die von uns als Mutterzelle bezeichnet worden), hervorgegangenen Zellen für Mutterzellen, den Mutterzellen des Pollens homolog, hält. In einem Postscriptum zu seiner Abhandlung vom 22. December 1877 spricht Warming die Ansicht aus, die Theilungen in dem oberen und unteren Ende des Embryosacks, welche ich beschrieb, könnten wohl mit Tetradenbildung verglichen werden; die Zahl der Zellen, die in solcher Weise innerhalb einer Mutterzelle entstehen, dürfe die Deutung nicht stören, wohl aber erschwere dieselbe die angegebene Verschmelzung der beiden Embryosackkerne.

Auf Grund der Vesque'schen Untersuchungen spricht sich nun Warming neuerdings ³⁾ dahin aus: „der Keimsack der An-

¹⁾ Vergl. die Conclusions l. c. p. 276.

²⁾ Ann. d. sc. nat. VI ser. Bot. T. V. p. 177.

³⁾ Botanische Zeitung vom 22. November 1878. Sp. 737.

giospermen ist eine durch Fusion mehrerer Zellen entstandene Höhle und die Keimbläschen, Synergiden, Antipoden u. s. w. sind mit nackten Sporen homolog.“ Er verweist hierbei auf seine eigene Abhandlung „de l'ovule“ und auf Julien Vesque in den Ann. des sciences, 1878.

Auf den Vergleich des Embryosacks mit einer Mutterzelle des Pollens wurde Warming geführt durch die Uebereinstimmung, die ihm die Entwicklungsvorgänge im Ovulum und in der Anthere zu bieten schienen.

Der grosse Werth der Warming'schen Arbeit liegt meiner Ansicht nach darin, dass er zuerst richtig die Anlage der fertilen Schicht am Scheitel des Ovulums erkannte. Er fasst sie freilich als Anlage des ganzen Nucellus auf, worin ich ihm nicht beistimme. In einer Zusammenstellung auf Seite 210 schreibt er demnach: „Das erste Auftreten des Nucellus beruht immer auf einer radialen Streckung einer Anzahl am Scheitel des Ovularhöckers, unmittelbar unter der Epidermis gelegener Zellen. In den mit einem Integumente versehenen Eichen ist die Zahl dieser Zellen gering, manchmal ist es sogar nur eine einzige; die Zellen theilen sich überhaupt nicht oder nur wenig. In den mit zwei Integumenten versehenen Eichen ist ihre Zahl hingegen grösser und sie theilen sich in unregelmässiger Weise, vornehmlich durch tangentialen Wände. Eine einzige der inneren Tochterzellen, welche aus der ersten, tangentialen Theilung hervorgingen wird zur Ur-mutterzelle des Embryosacks; sie erleidet nicht, wie ihre Nachbarinnen, sofortige neue Theilungen und wenn sie sich später theilt, so sind die Wände, die in ihr entstehen, von ganz eigener Art. Es kann jedoch vorkommen, dass die inneren, an die grosse centrale Zelle anstossenden Tochterzellen sich nicht theilen, und dass sie eine der centralen Zelle gleiche Entwicklung nehmen; in diesem Falle würde das Ovulum mehrere Anlagen von Embryosäcken enthalten. Die primären äusseren Tochterzellen theilen sich durch tangentialen und radiale Wände, deren Bildung von aussen nach innen fortschreitet. In sehr reducirten Eichen mit einem In-

tegumente kann die subepidermoidale Zelle direct zur Urmutterzelle des Embryosacks oder vielleicht, sogar zum Embryosack selbst werden.“

Hierzu will ich nur gleich bemerken, dass es bei den Monocotyledonen, ungeachtet der beiden Integumente, häufig genug vorkommt, dass die subepidermoidale Zelle direct zur Embryosack-Mutterzelle wird; dass andererseits mir bisher ein Fall nicht bekannt wurde, in welchem eine subepidermoidale Zelle, ja selbst eine aus derselben hervorgegangene Embryosack-Mutterzelle, direct sich, ohne vorangehende Theilung, zum Embryosacke umgebildet hätte: ein solcher Fall bleibt freilich möglich.

„Wer meine Untersuchungen über die Entwicklung der Antheren kennt,“ schreibt Warming weiter (l. c. p. 211), „dem wird die Aehnlichkeit dieser beiden Arten der Entwicklung aufgefallen sein.“ „Die Anthere verhält sich zum Nucellus wie das Mikrosporangium zum Makrosporangium. In beiden Fällen bilden sich in gleicher Weise eine Anzahl subepidermoidaler Tochterzellen erster Ordnung aus, die man als homolog betrachten kann und welche potentialiter alle zu Urmutterzellen der Geschlechtszellen werden. In der Anthere entwickeln sie sich wie im Mikrosporangium alle; in dem Nucellus wie im Makrosporangium, differenzirt sich eine einzige von den anderen. Die äusseren Tochterzellen erster Ordnung sind Mutterzellen der, abgesehen von der Epidermis, äusseren Wand der Anthere und des Nucellus. Da das mit zwei Integumenten versehene Ovulum reicher an Zellen ist und daher der Anthere am ähnlichsten, so ist es auch als primitiver Typus, das Ovulum mit einem Integumente als spätere, abgeleitete Form anzusehen.“

Warming wurde in seiner Auffassung auch bestärkt durch das Auftreten stark lichtbrechender, quellbarer Scheidewände in der „Urmutterzelle“, denn diese Scheidewände, sagt er, zeigen durchaus alle Eigenschaften der Pollen-Mutterzellwände (l. c. pag. 221), daher es ihm gerechtfertigt erscheint, die Tochterzellen, die aus der „Urmutterzelle“ des Embryosacks

hervorgehen, als „Mutterzellen“ zu bezeichnen und sie für homolog den Pollen-Mutterzellen zu halten. Ob die geschilderten Scheidewände überall auftreten, lässt Warming unentschieden, er fand sie nicht in allen Eichen (l. c. p. 221).

So weit meine Erfahrungen reichen, treten diese Wände aber in der That in allen Embryosack-Mutterzellen auf, ich fand sie gewöhnlich auch stark lichtbrechend und quellungsfähig, so wie es Warming schildert, trotzdem kann ich mich nicht entschliessen, ihnen die von Warming vertretene Deutung zu geben. Die Uebereinstimmung im Aussehen dieser Wände mit den Wänden der Pollen-Mutterzellen liegt wohl vielmehr in dem Umstande begründet, dass in beiden Fällen diese Wände frühzeitig wieder resorbirt werden sollen.

Wir haben vorhin gesehen, dass die Vesque'schen Angaben über die Vorgänge im Embryosack nicht richtig sind, die Stützen, welche aus denselben für den Vergleich der Tochterzellen der Embryosack-Mutterzelle mit Pollen-Mutterzellen geschöpft werden könnten, sind also gefallen. Es könnte aber trotzdem der Versuch gemacht werden die Vorgänge im Embryosack mit den Vorgängen in den Pollen-Mutterzellen zu vergleichen, so wie es von Warming im „Postscriptum“ geschah. Ich meine aber, dass dies kaum angeht und dass die Anlage des Eiapparates und der Gegenfüsslerinnen nicht anders als jede sonstige Viertheilung mit den Vorgängen in einer Pollen-Mutterzelle übereinstimmt, ja sich sogar weniger als gewöhnliche Viertheilungen mit diesen Vorgängen vergleichen lässt, da hier nicht Zelltheilungen, sondern Kerntheilungen im Spiele sind und erst um die Kerne des letzten Theilungsschrittes die Zellen frei sich bilden. Dazu kommt, dass hier acht Kerne in den beiden Enden einer grossen Zelle, die später auch nicht resorbirt wird, entstehen, und dass zwei Kerne mit einander verschmelzen, alles Vorgänge, die weit von denjenigen in Pollen-Mutterzellen abliegen.

Ich bleibe somit bei dem alten Vergleiche des Embryosacks mit nur einem Pollenkern und finde dann, dass zwischen den

Vorgängen innerhalb des angiospermen Pollenkerns und Embryosacks nicht mehr Uebereinstimmung als zwischen den Vorgängen innerhalb einer Mikrospore und einer Makrospore liegt. Wir werden weiter sehen, wie auch das Studium der Gymnospermen diese Auffassung stützt.

Wäre dann aber nicht diejenige Zelle, die ich als Mutterzelle des Embryosacks bezeichnet habe, mit einer Pollen-Mutterzelle zu vergleichen und die Theilung derselben mit Theilung einer Pollenmutterzelle? Es theilt sich diese Zelle in der That sehr oft gerade in vier Zellen, wenn auch diese Zellen, nicht wie sonst in Pollen-Mutterzellen, vielmehr in einer Reihe angeordnet sind. Wo die Embryosack-Mutterzelle in nur drei Zellen zerfällt, lässt sich der Vorgang immer noch als eine Viertheilung mit unterdrückter Theilung der oberen Zelle auffassen. Wo nur zwei Zellen gebildet werden, müsste eine noch weiter gehende Reduction angenommen, eine Vermehrung der Zellen über vier hinaus als eine Steigerung in entgegengesetzter Richtung aufgefasst werden. Da müsste also sehr viel erst umgedeutet werden, um dann selbst wieder als Grundlage der Deutung zu dienen. Eine so gewonnene Lösung kann uns nicht befriedigen. Die Uebereinstimmung in der Anlage der fertilen Schicht innerhalb der Anthere und des Ovulum erstreckt sich also nur auf die Thatsache, dass diese Schicht in beiden Fällen aus den an die Epidermis stossenden Zellen hervorgeht. Eine weitere Uebereinstimmung besteht auch in der Thatsache der häufigen Bildung der Tapetenzellen an den fertilen Zellen des Nucellus. Alle nun folgenden Vorgänge können aber als dem Ovulum eigenartige aufgefasst werden, Vorgänge, die sich abgeändert haben, seitdem die Trennung der Geschlechter bis in die Sporen zurückgriff. Denn es ist, so meine ich, das Ovulum nicht direct aus der Anthere abzuleiten, sondern beide aus Mikrosporangien und Makrosporangien. Ich hoffe im Folgenden noch weitere Stützen für diese Auffassung durch die Schilderungen der Vorgänge bei den Coniferen zu bringen.

Ich deutete vorhin schon an, dass ich die Vorgänge im Scheitel des Ovulum nicht mit der Anlage des ganzen Nucellus identificiren kann, und befand mich hierin in Uebereinstimmung mit Celakovsky, welcher nach Ansicht von Zeichnungen der Eichen von Gaura und Passiflora zu der Auffassung gelangte, dass der Eikern und die Integumente früher in der Anlage vorhanden sind als der von Warming beschriebene Zelltheilungsprocess beginnt, durch den mithin der Eikern nicht angelegt, sondern nur ausgebildet wird und der nur als Vorbereitung zur Bildung des Keimsacks und der Kernwandung anzusehen ist.¹⁾ Warming erwidert dagegen: dass die Pollenfächer, mit dem Nucellus verglichen, dann also auch schon existiren würden, bevor noch die neue Theilungsart in der subepidermoidalen Schicht begonnen hätte (l. c. p. 213). Dieser Vergleich lässt aber das wahre Verhältniss nicht hervortreten, weil die Pollenfächer mehr oder weniger vollständig im Blattgewebe eingesenkt sind, während das Ovulum sich frei entwickelt. Ich würde daher umgekehrt die Frage stellen: ob ein frei entwickeltes Sporangium der Gefässkryptogamen, etwa der ächten Farne, erst von dem Augenblicke an existirt, wo die Theilungen in der Centralzelle beginnen? Dies ist doch sicher nicht der Fall; ich bleibe somit auch für das Ovulum bei der alten Auffassung und nenne Nucellus den Theil, der oberhalb der Chalaza liegt. Diesen ganzen Theil als Neubildung am Ovularhöcker aufzufassen, liegt aber ein Grund nicht vor, da ja auch Warming als Neubildung nur die fertile Schicht am Scheitel des Ovularhöckers gelten lässt. Wenn aber Warming in den Fällen, wo die Embryosackbasis höher als die Insertionsebene der Integumente liegt, von gestieltem Nucellus sprechen will (l. c. p. 205) und als Stiel eben jenes zwischen der Embryosackbasis und der Insertionsebene der In-

¹⁾ Sitzber. der Kgl. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 6. Heft 1875. Des Separatabdruckes p. 10 Ann.

tegumente gelegene Gewebe anspricht, so befindet er sich damit im Widerspruch gegen seine übrige Auffassung, denn der ganze Nucellus soll ja eine Neubildung am Ovularhöcker sein, während die tiefste Zelle, die aus der subepidermoidalen Schicht hervorgeht, der Embryosack ist. Der Warming'sche Nucellusstiel entsteht aus tiefer gelegenen Zellen, die unmöglich gegen die übrigen Gewebe des Ovularhöckers sich abgrenzen lassen, weder während der Entwicklung, noch im fertigen Zustande.

Ich selbst habe auf Grund fremder und eigener Erfahrungen meine frühere Auffassung des Ovulum als Knospe aufgegeben, möchte nun aber den Vergleich desselben mit einem frei entwickelten Sporangium folgerecht durchführen. Ich meine, dass sich in beiden Fällen Funiculus und Sporangiumstiel, Nucellus und Sporenkapsel parallelisiren lassen. Die Integumente der Angiospermen lassen sich aber nicht unmittelbar mit den Indusien der Farne identificiren, denn sie entspringen nicht dem die Ovula tragenden Gebilde, sondern dem Ovulum, also dem Sporangium selbst, und zwar aus dem oberen Rande des Funiculus.

Vergegenwärtige ich mir aber nochmals die Bilder, wie sie mir die verschiedenen Ovula boten, so muss ich folgerecht bei meiner früheren Behauptung bleiben, dass der Nucellus zum Funiculus terminal, die Integumente hingegen seitlichen Ursprungs seien. Diese Auffassung drängt sich dem Beobachter auf, wenn er ein solches Ovulum, wie dasjenige von *Polygonum divaricatum* etwa vor Augen hat, aber selbst solche extreme Fälle, wie bei den Orchideen und Compositen müssen zu demselben Resultate führen, sobald man hinlänglich den Verlauf der Zellreihen innerhalb der Ovularanlage verfolgt. Die ganzen Erörterungen Warming's über die laterale oder terminale Stellung des Nucellus beziehen sich aber nur auf die laterale oder terminale Stellung der im Scheitel desselben angelegten Zellschicht. Sie fallen nur dann mit unseren Betrachtungen zusammen, wenn der Nucellus, wie das bei Compositen der Fall, fast auf die fertile Zelle am Scheitel und die sie umgebende

Epidermis reducirt ist. Die Orchideen sind besonders geeignet auch solche schwierige Fälle zu beleuchten. Auch sagt Warming selbst (l. c. p. 228): dass „man den Nucellus immerhin im Allgemeinen als terminal im Verhältniss zu der Ovularanlage bezeichnen müsse, selbst wenn sein Mittelpunkt, der Embryosack, nicht genau in der Mittellinie gelegen ist“. Er fügt aber hinzu, dass „die teratologischen Fälle den Nucellus fast immer lateral auf der oberen Seite des Eiblättchens zeigen und so das wahre Verhältniss zwischen diesen beiden Organen, oder doch ihr ursprüngliches Verhältniss anzugeben scheinen“. — Ich muss gestehen, dass mir jetzt, wo ich die Knospennatur des Ovulum aufgegeben habe, die Feststellung der terminalen Lage des Nucellus nicht mehr so wichtig erscheint; man könnte sich ja auch die Sporenkapsel gegen den Sporangiumstiel verschoben denken; es galt mir hier also nur die Feststellung der entwicklungsgeschichtlichen Thatsache.

Gegen meine Auffassung des Funiculus als Sporangiumstiel, des Nucellus als Sporenkapsel sprechen aber die Missbildungen, auf welche sich hingegen Warming stützen kann, wenn er den Nucellus allein als Sporangium auffasst und ihn als Neubildung auf dem Ovularhöcker entstehen lässt. Dies veranlasste mich zum Studium verbildeter Ovula.

VERBILDETE OVULA.

Die Oolysen, welche blattbürtige, anatrope Ovula erfahren, sind oft genug studirt worden. Es liegt da ein Material von Untersuchungen vor, das eine Schlussfolgerung bereits gestattet. Nicht so für die endständigen Eichen, ob diese nun gerade oder gekrümmt sind. Daher war es mein grösster Wunsch, wenigstens einen Fall der Oolyse solcher atroper und einen Fall solcher anatroper Eichen eingehend untersuchen zu können. Durch glücklichen Zufall wurde mir beides ermöglicht.

RUMEX SCUTATUS.

Diese Pflanze fand ich in grossen Massen verbildet zu Anfang September vorigen Jahres im Macugnaga-Thal am Fuss des Monte Rosa. Es waren ganz die nämlichen Oolysen, die bereits Peyritsch zuerst in den Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik ¹⁾ und dann in der Festschrift der wiener zoologisch-botanischen Gesellschaft ²⁾ beschrieben und abgebildet hat. Ich fand sehr häufig eine Milbenart an den vergrünzten Pflanzen und es ist wohl denkbar, dass diese in irgend einer ursächlichen Beziehung zu der Missbildung steht.

Zunächst kann ich auf Peyritsch's Fig. 45 Taf. III (l. c.) verweisen, welche die gelungene Ansicht eines ganzen verbildeten Blütenstandes zeigt. Ich selbst gebe nur in Fig. 1, Taf. VII die Abbildung einer ganzen, vergrünzten Blüthe, Peyritsch's Fig. 46 entsprechend, und in Fig. 2, Taf. VII, einen verbildeten, aus der Blüthe befreiten Fruchtknoten. Beide Figuren sind zwei Mal vergrössert und zeigen den Fruchtknoten blasenförmig angeschwollen, oben geschlossen, dreikantig, mit vom Scheitel auf die Kanten mehr oder weniger verschobenen Narben. In selteneren Fällen ist der Fruchtknoten an seiner Spitze offen, dreilappig, mit nach aussen mehr oder weniger zurückgeschlagenen Lappen. Im Grunde des Fruchtknotens ist das mehr oder weniger verbildete Ovulum inserirt, welches dem entsprechend entweder klein bleibt, oder zu bedeutender Grösse anwächst. Die Figuren 4, 5, Taf. VII zeigen relativ wenig verbildete Ovula in natürlicher Grösse, ihr Funiculus ist stark verlängert, das äussere Integument in gewohnter Weise entwickelt, das innere mit dem Nucellus mehr oder weniger oblitterirt. Manchmal erscheint die

¹⁾ Bd. VIII p. 127 und Taf. IX, Fig. 13 und 14. 1872.

²⁾ p. 135 und Taf. III, Fig. 45—63. 1876.

Insertionsstelle des äusseren Integuments angeschwollen wie in Fig. 9, Taf. VII; das äussere Integument war einseitig aufgeschlitzt; im Innern alle Theile gebräunt und abgestorben. Sehr gewohnte Verbildungsformen sind diejenigen, wo der Funiculus sich bedeutend streckt und oben eine völlig geschlossene, durch das äussere Integument gebildete, relativ kurze Kapsel trägt und auch diejenigen, wo der Funiculus kurz bleibt, die durch das äussere Integument gebildete Kapsel sich bedeutend verlängert. Hin und wieder ist, wie in dem einen der schon erwähnten Fälle, das äussere Integument einseitig mehr oder weniger aufgeschlitzt. Nicht eben selten sieht man das äussere Integument an seiner Spitze in einen kürzeren oder längeren Fortsatz auslaufen, der sich in einzelne Fasern auflöst (Taf. VII, Fig. 14, 30). Im Innern der durch das äussere Integument gebildeten Höhlung sieht man sich den Funiculus mehr oder weniger weit fortsetzen. Manchmal stirbt er dicht über der Insertionsebene des äusseren Integuments ab (Taf. VII, Fig. 10), oder er wächst noch eine Strecke weit fort, entweder frei (Taf. VII, Fig. 8 und andere), oder verbunden mit dem äusseren Integumente. Er tritt deutlich gegen das letztere in seinem ganzen Verlauf vor (Taf. VII, Fig. 16, 19, 32 a und b); oder er markirt sich nur scharf an seinem oberen Ende (Taf. VII, Fig. 20)¹⁾. Zu stärkster Entwicklung pflegt der über der Insertionsebene des äusseren Integuments gelegene Funiculartheil zu gelangen, wenn das äussere Integument schwächer entwickelt ist und der obere Theil des Funiculus frei aus demselben hervortritt (Taf. VII, Fig. 11 a und b, 17, 21, 23, 24). In solchen Fällen, aber auch in den früher beschriebenen, kann man sich überzeugen, dass es wirklich noch der Funiculus ist, den wir über der Insertionsebene des äusseren Integuments verfolgen, denn er trägt

¹⁾ Solche Fälle scheinen in den Figuren 48 und 49, Taf. III l. c. bei Peyritsch vorzuliegen.

häufig an seiner Spitze deutliche Spuren des inneren Integumentes. Letzteres kommt nur selten vollkommen zur Entwicklung, erscheint vielmehr, mit sammt dem über seiner Insertionsebene gelegenen Nucellus, gebräunt und abgestorben (Taf. VII, Fig. 12 a und b), oft ist dann die gebräunte Nucellarspitze zu einem gebräunten, flach zusammengefallenen Züngchen vorgezogen. In seltenen Fällen hat sich auch das innere Integument stärker entwickelt und einseitig aufgeschlitzt, der abgestorbene Nucellus lässt sich auch hier entweder leicht nach unten zu in den freien Funiculartheil verfolgen (Taf. VII, Fig. 15, 22), oder letzterer ist mit dem inneren Integument verbunden, und scheint somit der Nucellus aus demselben hervorzugehen (Taf. VII, Fig. 23). In einigen Fällen fand ich seitlich am Funiculus, weit unterhalb seiner Spitze und ein Stück weit auch oberhalb der Insertionsebene des äusseren Integuments, den Beginn einer Neubildung, allem Anschein nach einer vegetativen Knospe (Taf. VII, Fig. 25 a und b). Relativ häufiger bilden sich solche Knospen neben dem Funiculus, oberhalb der Insertionsebene des äusseren Integuments (Taf. VII, Fig. 7 c, 13 b, 26 b, 27). So eine Knospe kann weiter wachsen und den oberen Theil des Funiculus völlig verdrängen, so dass sie die unmittelbare Fortsetzung desselben zu sein scheint. In anderen Fällen ist aber augenscheinlich in unmittelbarer Fortsetzung des unteren Funiculartheiles eine Knospe entstanden. Diese zeigt entweder noch die Neigung, sich in ähnlicher Weise wie der obere Funiculartheil zu einem langen Internodium zu strecken, oder sie beginnt sofort mit Blattbildung (Taf. VII, Fig. 26 a, 28, 29, 30, 31). Das Product ist entweder eine vegetative Knospe oder eine Blütenanlage (Taf. VII, Fig. 29).

Der Gefässbündelverlauf innerhalb der verbildeten Eichen ist sehr instructiv. Ich erinnere zunächst daran, dass bei *Polygonum divaricatum* das Ovulum direct aus der Blütenachse drei mit einander verschmelzende Bündel erhält. Verfolgt man den Gefässbündelverlauf innerhalb der vergrünten Blüten von Ru-

mex scutatus, so zeigt sich folgendes. Der Blütenstiel führt zwei Bündel (Taf. VIII, Fig. 36), diese verschmelzen zu einem Ringe, welcher alsbald drei Bündel für die drei äusseren Perigonblätter abgiebt. Drei mit diesem alternirende Bündel verbleiben in der Achse. Sie spalten sich in je drei Zweige, deren jeweilig mittelster in den inneren Perigonkreis tritt (Taf. VIII, Fig. 37). Je zwei benachbarte der zurückgebliebenen Bündel verschmelzen wieder zu je einem, das in demselben Radius wie die zuerst abgegebenen drei Bündel steht. Doch diese Bündel werden von Anfang an breitgezogen und locker und erscheinen alsbald mehr oder weniger deutlich in je fünf Bündel zerlegt (Taf. VII, Fig. 38). Die beiden rechts und links an das mittelste jedes Complexes grenzenden, also im ganzen 6 Bündel, gehen zuerst nach aussen ab und versorgen die sechs Antheren (Taf. VIII, Fig. 38, 39). Dann geht das mittlere jedes Complexes ab, also im ganzen 3, für die drei Fruchtblätter, welche somit vor den drei äusseren Perigonblättern zu liegen kommen (Taf. VIII, Fig. 39). Die in der Achse zurückgebliebenen, ursprünglich sechs Bündel, die aber frühzeitig mit einander zu drei, mit den drei Fruchtblattbündeln alternirenden Bündeln verschmelzen, treten endlich in der Blütenachse zusammen, entweder sich einander nur nähernd, oder für gewöhnlich, wie bei *Polygonum*, zu einem einzigen Bündel verschmelzend (Taf. VIII, Fig. 40, 41, 42 und 44, 45, 46), das seine Tracheen in der Mitte hat (Taf. VIII, Fig. 47). Die Figur 35, Taf. VII giebt, bei etwas stärkerer Vergrösserung, eine Ansicht des Längsverlaufs der Bündel in der Blüthe und deren Eintritt in das verbildete Ovulum. In allen Figuren von 18 an ist ausserdem der Gefässbündelverlauf eingetragen. Wir sehen die Ovularbündel im Funiculus, zu einem einzigen verschmolzen in Fig. 18, 19, 20, 21, 26 a, 33, 34 und selbst auch in Fig. 29, Taf. VII, ungeachtet der Funiculus, oberhalb der Insertionsebene des äusseren Integuments, hier direct in die Knospenbildung eingeht. Die Ovularbündel bleiben hingegen getrennt in den Figuren 23, 27, 28, 32, 35, Taf. VII, somit auch

in Fällen, wo es nicht zur Knospenbildung an der Ovularanlage kommt. Die Bündel für die Integumente gehen früher oder später von den Funicularbündeln ab, eines, oder auch in gleicher Höhe mehrere, wie das die Figuren zeigen. Selbst wo der obere Funiculartheil dem äusseren Integument angewachsen ist, und der abgestorbene Nucellus demselben zu entspringen scheint, wie in Fig. 32 b, Taf. VII, sehen wir, dass die Anordnung der Bündel die gewohnte ist, nur dass die Bündel, die jetzt der obere Funiculartheil erhält, viel schwächer als die in das Integument tretenden Bündel sind, so dass sie letzteren zu entspringen scheinen. In dem extremen Falle Fig. 23, Taf. VII, ist das Verhältniss insofern etwas anders, als nur das eine der beiden, den oberen Theil des Funiculus durchziehenden Bündel unter dem, dem inneren Integument scheinbar entspringenden Nucellarhöcker endet, während das andere Bündel unmittelbar in Bündelzweigen des inneren Integuments aufgeht. Auch das erste Bündel hat übrigens zuvor Integumentzweige abgegeben und könnte als von diesen entspringend aufgefasst werden, doch blieb es bis zuletzt stärker als diese. In Fig. 22, Taf. VII, wo sich auch ein inneres Integument, aber doch nur schwächer, entwickelte, sind die Bündel desselben deutlich auf das unter dem abgestorbenen Nucellus endende zurückzuführen. Der Habitus der Gefässbündel-Bilder wird hier also von der relativen Stärke der angelegten Theile beeinflusst. Wie schon vielfach gesagt, erhält das äussere Integument immer, es sei denn so schwach wie in Fig. 17, Taf. VII entwickelt, Gefässbündel und solche kommen auch dem inneren Integument zu gute, falls letzteres kräftig genug in die Erscheinung tritt. Die Bündel pflegen in den Integumenten zahlreiche Anastomosen zu bilden, und die Integumente führen, auch wenn der Fruchtknoten an seiner Spitze völlig geschlossen blieb, Spaltöffnungen auf ihrer Aussen-seite.

Die erhaltenen Resultate wären folgendermassen zusammenzufassen: Das endständige gerade Ovulum von *Rumex scutatus*

verwandelt sich bei der Oolyse niemals in ein einfaches Blättchen, vielmehr für gewöhnlich in eine gestielte Kapsel, in deren Bildung Funiculus und äusseres Integument zunächst eingehen. Oberhalb der Insertionsebene des äusseren Integuments stirbt der Funiculus entweder sofort, in einer gebräunten Nucellaranlage endigend, ab, oder er streckt sich noch zu einer oft bedeutenden Länge, um an seiner Spitze schliesslich abzusterben. Hier lässt sich dann oft noch eine mehr oder weniger vorgerückte Anlage eines inneren Integuments erkennen, während die Funicularspitze selbst in einer verschrumpften Nucellaranlage endet. Letztere auszubilden, gelingt an den verbildeten Eichen in keinem Falle. Es kommt aber in seltenen Fällen vor, dass die Entwicklungsvorgänge an der Funicularspitze durch andere abgelöst werden, die zur Bildung einer rein vegetativen oder einer Blüten-Knospe führen. Ich meine, eine solche Veränderung trifft den Funicularscheitel noch vor Anlage des Nucellus, dessen Entwicklung zu eigenartig ist, um in andere Entwicklungsformen übergehen zu können. Ist die Nucellarbildung erst eingeleitet, dann stirbt mit derselben sicher der Ovularscheitel ab. In ganz seltenen Fällen entspringen Knospen-Anlagen auch seitlich aus dem Funiculus, in grösserer oder geringerer Höhe über der Insertionsebene des äusseren Integuments; der relativ bevorzugteste Ort für diese Anlagen ist aber der innere Winkel zwischen Funiculus und äusserem Integumente. Der obere Theil des Funiculus kann auch mit dem äusseren Integument, bei Ausbildung des inneren Integuments auch mit letzterem, auf kürzere oder weitere Strecken hin einseitig verwachsen, so dass seine Fortsetzung, respective sein abgestorbener und gebräunter Scheitel, in einer bestimmten Höhe aus dem Integument zu entspringen scheint. Das verbildete Ovulum erhält wie das normale drei Gefässbündel direct aus der Blütenachse; im normalen Ovulum verschmelzen diese zu einem einzigen, centralen, mit inneren Tracheen; in verbildeten Eichen bleiben die drei Gefässbündel öfters auch völlig getrennt, oder zu zwei Bündeln ver-

einigt, oder für gewöhnlich, wie im normalen Ovulum, zu einem verschmolzen; Letzteres selbst auch dann, wenn der Funiculus an seinem Scheitel in eine Knospe auswächst. Die Integumente erhalten Bündel, welche meist deutlich aus dem Funicularbündel entspringen; stirbt der Funiculus oberhalb des äusseren Integuments frühzeitig ab, so scheint öfter ein umgekehrtes Verhältniss zu bestehen und das Integument den Funiculus zu versorgen.

In keinem der zahllosen beobachteten Fälle habe ich das Hinaufrücken des verbildeten Eichens auf eines der drei Fruchtblätter beobachtet, das Ovulum blieb stets rein central.

HELENium HOOPEsi HORT.

Die sämmtlichen Blütenköpfchen eines Stockes waren im verflossenen Jahre in unserem botanischen Garten durchwachsen. Die *Helenium*-Arten scheinen zu einer derartigen Verbildung zu neigen, denn Masters hat auch von *Helenium autumnale* durchwachsene Blüten beschrieben und abgebildet¹⁾. Durchwachsene Compositenblüthen sind überhaupt nicht selten und öfters schon beobachtet worden: neuerdings *Cichorium Intybus* von Beketoff²⁾. Letztere Arbeit beschäftigt sich auch mit den Gebilden, welche das Ovulum vertreten und mit der morphologischen Deutung derselben, wobei Verfasser zu denselben Resultaten kommt wie Cramer in seiner grundlegenden Arbeit über Bildungsabweichungen³⁾, in welcher durchwachsene Blüten von *Senecio vulgaris* einem eingehenden Studium unterzogen wurden.

Die Blütenköpfchen von *Helenium Hoopesi*, die ich untersuchte, waren zum Theil völlig aufgelöst in einzelne neue Blütenstände, zum Theil äusserlich wenig verändert, nur etwas angeschwollen. Alle Mittelstufen waren vertreten. Das Material hatte ich in absolutem Alkohol conservirt. Ich legte es vor be-

¹⁾ Journal of Botany 1878 p. 33—37.

²⁾ Mem. de la soc. nat. d. sc. nat. de Cherbourg. Bd. XXI. 1877.

³⁾ p. 59. 1864.

gonnener Untersuchung in ein Gemisch von Alkohol und Glycerin und beobachtete es dann auf Längsschnitten; grösstentheils verfuhr ich aber in ähnlicher Weise wie Cramer bei Senecio, ich erwärmte nämlich das Alkoholmaterial eine Zeit lang in concentrirter Kalilauge, legte es dann in Alkohol, hierauf in concentrirte Essigsäure und beobachtete es nun unter Glycerin. Die verbildeten Ovula erschienen auf diese Weise ganz durchsichtig und war es leicht, sie in grossen Massen aus den Blüthen zu befreien und zu untersuchen. Aus nahe liegenden Gründen wandte ich mich vornehmlich solchen Köpfchen zu, die nur wenig verändert waren, um hier nach Mittelstufen zwischen nur wenig und stärker veränderten Eichen zu suchen. In meinen Figuren finden sich so ziemlich alle die verschiedenen Fälle, die mir vorgekommen sind, zusammengestellt. Der Gefässbündelverlauf ist fast überall mit eingetragen.

Die Figuren 48 und 49, Taf. VIII, stellen relativ nur wenig veränderte Ovula dar, die einzelnen Theile lassen sich ohne Weiteres deuten. In Fig. 50 und 51, Taf. VIII, erkennt man auch Ovular-Anlagen, deren Nucellus relativ stark entwickelt ist, deren Integument obliterirte. Diese beiden Ovula blieben auf diesem Entwicklungszustande stehen. In Fig. 52 und 53, Taf. VIII, war von einem freien Nucellus nichts zu sehen, die Integumente stark ausgebildet mit je einem Intercellularraum im Innern, der vielleicht auf eine Embryosackanlage zurückzuführen gewesen wäre. In Fig. 55, Taf. VIII, oben ebenfalls ein Inter-cellularraum, das Integument nicht frei abgehoben. In Fig. 54, Taf. VIII, das Integument blattartig auswachsend, nicht die Spur des Nucellus; das Gefässbündel in dem freien Integumenttheile eine reichere Verzweigung zeigend. In Fig. 56, Taf. VIII, an Stelle des Ovulum ein lancettförmiges Gebilde, wie ein lancettförmiges Blättchen gestaltet, doch nur vielleicht um die Hälfte gegen den Breitendurchmesser abgeflacht; die vom centralen Gefässbündelstrange abgehenden Zweige nicht ganz in einer Ebene. Solche einfache Blättchen sind mir einige Male, im

Ganzen jedoch selten, vorgekommen. In Fig. 57, Taf. VIII, trägt das ähnliche Blättchen seitlich wohl die Spur eines Nucellus. Dieselbe Figur und die beiden folgenden tragen ausserdem am Grunde des Blättchens einen Höcker, der aus Bildungsgewebe besteht und in Fig. 59, Taf. VIII, bereits einige Blatthöcker angelegt hat. In Fig. 57 und 58, Taf. VIII, zweigt sich bereits ein zartes Bündel für die Knospe ab. Was ich vom Blättchen in Fig. 56 sagte, dass seine Bündeläste nicht in gleicher Ebene lagen, galt noch viel mehr von dem Blättchen in Fig. 58 und 59, Taf. VIII. Wie die eben angeführten Figuren und alle folgenden, in denen eine Knospe am Grunde des Ovulum angelegt wird, übereinstimmend zeigen, entspringt diese Knospe nicht aus der Blüthenachse, sondern aus dem Funiculus des Eichens, welches den ganzen Blüthengrund einnimmt, und zwar steht die Knospe stets an derjenigen Seite, nach welcher sich das Ovulum gekrümmt hätte, also an derselben Seite wie der Nucellus, wenn selbiger noch in Spuren, wie in Fig. 57, Taf. VIII, vorhanden ist. Der Grund für diese Erscheinungen liegt in den Raumverhältnissen, denn die Ovularanlage berührt mit ihrem Rücken die Fruchtknotenwandung, während an der Bauchseite allein freier Raum vorhanden ist. In Fig. 60, 61, Taf. VIII, war das stark blattartig ausgewachsene Integument schneller als die Fruchtknothöhle gewachsen, hatte sich oben gegen dieselbe gestemmt und Falten geschlagen. In beiden Figuren befindet sich wiederum eine Knospe am Grunde des Funiculus. In Fig. 62, Taf. VIII, war die Bauchseite des Ovulum stark angeschwollen und wollte sich, dem reichen Inhalte nach zu urtheilen, in eine Knospe verwandeln, während eine zweite Anlage zu einer solchen, auch an gewohnter Stelle der Funicularbasis zu sehen war. In Fig. 63, Taf. VIII, erscheint die untere Knospe stärker entwickelt, die Ovularanlage daher wie ein Blatt an derselben verschoben: das sind die Fälle, welche Cramer's Auffassung des Ovulum der Compositen als eines ganzen Blattes bestimmt haben. In Fig. 64, Taf. VIII, war das Ovulum nur wenig verändert, die

Knospe sass wieder an der Funicularbasis; dass die Knospe hier auf der Krümmungsseite des Eichens angelegt wurde, fällt besonders in die Augen. Die Fig. 65, Taf. VIII, erinnert wieder sehr an einige von Cramer (l. c. Taf. VII) abgebildeten Fälle, weil hier auch der Nucellus frei wurde und das Integument etwas zurückgebogen erscheint. In Fig. 66, Taf. VIII, war das Integument walzenförmig ausgewachsen, an der Spitze knopfartig angeschwollen, gegen die Bauchseite der Anlage umgelegt; hier, in halber Höhe, ein Vorsprung, vielleicht der Nucellus; unten die Knospe in beginnender Anlage. In Fig. 67, Taf. VIII, das Integument blattartig mit reicher Gefässbündelverzweigung, auf die Bauchseite gelegt; hier mehrere Vorsprünge; unten die Knospe. Mit Fig. 68, Taf. VIII, beginne ich die Schilderung einer anderen Reihe von Fällen, in denen die ganze Ovularanlage sich in eine Knospe verwandelt. In Fig. 68, Taf. VIII, finden wir einen zugespitzten Kegel, der durchaus noch in dem Habitus seiner Gewebe an eine Ovularanlage erinnert, aber einige Höcker an seiner Oberfläche, als wie Blattanlagen an einem Vegetationskegel, trägt. Aehnlich Fig. 69 und 70, Taf. VIII, an welcher sich ein Blättchen, als wie das Integument des Ovulum, markiert. Fig. 71, Taf. VIII, hatte auf den ersten Blick ganz das Aussehen eines gewöhnlichen Ovulums, doch das Innere war solid und der protoplasmatische Inhalt vornehmlich im Scheitel angesammelt; das Gebilde war unten wie an einem Funiculus inserirt, oben rechts war ein Höcker zu sehen, nach dem ein Gefässbündel ging. Die Fig. 72, Taf. VIII, ist ähnlich, doch ohne so deutlichen Stiel, auch hier wieder, wie in Fig. 71, Taf. VIII, der durch ein Bündel versorgte Höcker rechts oben, in welchem man geneigt sein könnte, das Integument zu erkennen. Fig. 73, Taf. VIII, hat fast schon den Habitus einer gewöhnlichen Knospe; noch mehr Fig. 74, 75 und 76, Taf. VIII. Sehr interessant sind die nun folgenden Fälle, die häufig genug vorkommen, wo die Knospenanlage nämlich deutlich dieselbe Krümmung, wie das Ovulum zeigt. Gewöhnlich war dann auch noch die zweite Knospe vor-

handen, die wir sonst am Funiculusgrunde fanden, und zwar stets auf der Krümmungsseite, die, nach der Stellung der Fruchtblätter zu urtheilen, mit der Krümmungsseite der Ovula in ihrer Lage übereinstimmte. Die Figuren 77, 78, 79, 80, Taf. VIII, führen diese Fälle vor. Oefters mochte man in dem ersten Blatte am Rücken der Anlage das Integument erkennen. In Fig. 80, Taf. VIII, fehlt die untere Knospe. Letztere kann aber auch, wenn auch seltener, beim Auswachsen der Ovularanlage zu einer geraden oder fast geraden Knospe ausgebildet werden, so in Fig. 81, 82, 83, 84, 85, Taf. VIII. Die Fig. 86, Taf. VIII, stellt eine stark verbildete Anlage dar, man erkennt in ihr aber links das veränderte Ovulum, und rechts eine aus dessen Grunde entsprungene Knospe. In Fig. 87 und 88, Taf. VIII, stelle ich endlich auch zwei stark verbildete Fälle vor, die jedenfalls in dieselbe Kategorie wie Fig. 57, Taf. VIII, gehören und in welchen der Höcker rechts, respective links, wohl ebenfalls den Nucellus bedeuten dürfte.

Aus allen den beschriebenen Fällen geht hervor, dass sich das Ovulum von *Helenium Hoopesi* bei Oolyse in ein einfaches, lancettförmiges Blättchen, doch nur selten, verwandeln kann; gewöhnlich bildet es sich direct in eine Knospe um, oder erzeugt eine solche aus der Funicularbasis. Bei Umwandlung der ganzen Ovularanlage in eine Knospe habe ich allen Grund, anzunehmen, dass der neue Wachsthumsmodus sich am Scheitel noch vor Anlage des Nucellus geltend macht, häufig doch so spät dass bereits eine Krümmung der Anlage eingetreten. Bei Anlage nur der unteren Knospe nimmt das Ovulum, namentlich in seinem oberen Theile, blattartiges Aussehen an, und trägt an der Bauchseite hin und wieder noch einen Höcker, der als Nucellus anzusprechen ist. In den Fällen, wo sich das ganze Ovulum in eine Knospe verwandelt hat, markirt sich an letzterer manchmal das erste Blatt, das man geneigt sein könnte, für das Integument zu halten. Eine Nucellaranlage habe ich aber in solchen Fällen nie an den Blättern entdecken können.

BLATTBUERTIGE OVULA.

Hier hielt ich es für überflüssig eigene Untersuchungen anzustellen, liegt doch das Material früherer Beobachtungen reichlich genug vor. Begründet wurde die hier in letzter Zeit vorwiegend sich geltend machende Deutung durch Brongniart¹⁾. Er fand bei *Delphinium elatum* (l. c. p. 51), dass die Blattlappen sich in Ovula verwandeln, und zwar, dass von den drei Zähnen, die sie tragen, die lateralen schwinden, der Blattlappen sich am Grunde verschmälert, um den sehr kurzen Funiculus des Ovulum zu bilden, während der mittlere Theil jedes Lappens sich aushöhlt, nach unten und innen kapuzenartig krümmt und die Primine bildet. Der Nucellus entsteht aber in Gestalt eines Höckers oder Auswuchses auf der Oberseite des Mittelnervens jedes Lappens, etwas unter dessen Scheitel. Bei *Cheiranthus Cheiri* sieht man in dem Maasse, als die Carpiden völlige Blattnatur annehmen und völlig frei werden, alle die seitlichen Lappen, welche an Stelle der Ovula treten, schwinden, die Blätter werden ganzrandig, oval, doch noch von drei Längsnerven markirt. Im Allgemeinen, schreibt Brongniart, dürfe es einen doppelten Ursprung für die Ovula geben: den einen, bei den meisten phanerogamen Gewächsen verbreiteten, wo die Ovula dem Rande der Carpiden entspringen und Lappen oder Zähne dieser Blätter vorstellen; den anderen, nur einer kleinen Zahl Familien, so Primulaceen, Myrsineen, Theophrasteen und wahrscheinlich auch den Santalaceen eigen, wo die Ovula eben so vielen einzelnen, von einer Verlängerung der Blüthenachse getragenen Blättern entsprechen. Cramer schloss sich der Brongniart'schen Auffassung an²⁾ und erweiterte dieselbe; in letzter Zeit hat sie in Celakovsky³⁾ und jetzt auch in Warming⁴⁾ ent-

¹⁾ Archives du muséum Taf. IV. 1844.

²⁾ Bildungsabweichungen p. 120. 1864.

³⁾ Flora 1874, Bot. Zeitung 1875, 1877 u. a. O.

⁴⁾ Ann. d. sc. nat. Bot. VI S. T. V. 1878 erschienen.

schiedene Anhänger gewonnen. Celakovsky legt den Vergrünungen eine grosse morphologische Tragweite bei, denn seiner Ansicht nach „entspricht die Vergrünungsgeschichte in den Hauptzügen der phylogenetischen Entwicklungsgeschichte“¹⁾; Peyritsch hingegen, dem ebenfalls eine grosse Summe von Erfahrung auf dem Gebiete der Vergrünungen zukommt, spricht denselben eine entscheidende morphologische Bedeutung ab²⁾. Warming hinwiederum hat, wie schon mehrfach berührt, in seiner Schrift über das Ovulum, die Brongniart'sche Theorie durch die histologische Angabe, dass der Nucellus eine Neubildung am Ovularhöcker sei, zu stützen gesucht. Auf die weitläufige Literatur dieses Gegenstandes gehe ich im Uebrigen nicht ein, da dieselbe sich bei den neueren Autoren, so namentlich bei Celakovsky zusammengestellt findet, dieses ausserdem mich zu weit von meinem Ziele führen würde.

Nach Celakovsky's zuletzt für *Alliaria* und *Trifolium* gegebener Deutung³⁾ geht das Fiederblättchen des Carpells, in welches sich das Ovulum verwandelt, in seinem unteren Theile aus dem Funiculus und der äusseren Eihülle, in seinem oberen aus der inneren Eihülle hervor. „Der Nucellus ist ein vom Ovularblättchen differentes morphologisches Glied, eine Emergenz, welche zwar unter Umständen, so bei normaler Entwicklung, terminal zur Anlage des Ovularblättchens sich bilden kann, nur scheinbar dessen organische Spitze nachahmend, aber auch lateral aus der Fläche sich erheben, oder auch nachträglich in die den Emergenzen gebührende seitliche Stellung einrücken kann“⁴⁾.

An Van Tieghem⁵⁾ anschliessend, hat Celakovsky weiter, auf Grund vergleichender Untersuchungen, mit viel Talent und Sachkenntniss den Nachweis zu führen gesucht, dass die so ge-

¹⁾ Flora 1874 p. 207.

²⁾ Festschrift der Wiener zool.-bot. Gesellsch. p. 117. 1876.

³⁾ Bot. Zeitung 1875 und 1877.

⁴⁾ Bot. Zeitung 1877 Sp. 147.

⁵⁾ Ann. d. sc. nat. V. S. Bot. T. XII. p. 329.

nannte freie, centrale Placenta aus den unter sich allein, oder auch mit dem Achsenende verschmolzenen Ventraltheilen der Carpelle gebildet wird. Auch wo nur ein einziges, terminales Eichen vorhanden ist, soll dasselbe nicht auf der Blüthenachse selbst, vielmehr auf dem gebundenen, den Achsenscheitel einnehmenden Kappentheile eines Carpell's stehen ¹⁾. Die morphologische Natur der Eichen als Theil- oder Fiederblättchen des Fruchtblattes bliebe somit in allen Fällen dieselbe.

Celakovsky zeigte auch, dass die Knospen, welche an den verbildeten Ovularblättchen von *Alliaria* in seltenen Fällen auftreten, nicht durch Metamorphose aus dem Nucellus hervorgehen; vielmehr sind dieselben Adventisprosse, welche auch in ihrer Stellung von derjenigen des Nucellus abweichen und im allgemeinen sich viel tiefer am Ovularblättchen halten ²⁾.

DEUTUNG DER MISSBILDUNGEN.

In allen Fällen der Verbildung ausgeprägt carpidständiger Ovula findet man an Stelle derselben bei fortschreitender Vergrünung schliesslich einfache Blättchen. Eben das gleiche gilt für die an freier, centraler Placenta beobachteten Oolysen. Die freie, centrale Placenta müssen wir aber, mit Celakovsky, als homolog den verschmolzenen Ventraltheilen der Carpiden uns denken, können also den oben ausgesprochenen Satz dahin erweitern, dass überhaupt alle den ausgegliederten Carpidtheilen entspringenden Ovula bei den Oolysen schliesslich Fiederblätter geben. Umgekehrt fanden wir in allen bis jetzt beobachteten Durchwachsungen endständiger Eichen schliesslich an Stelle derselben einfache Knospen.

¹⁾ Vergleichende Darstellung der Placenten. Abh. der k. böhm. Gesell. d. Wiss. VI. Folge. 8. Band 1876. Separatabdruck p. 48 u. ff., 60, 62 und die Zusammenstellung p. 68 und terminale Ausgliederungen. Sitzber. der kgl. böhm. Gesell. d. Wiss. 6. Heft 1875. Separatabdruck 1876 p. 24.

²⁾ Bot. Zeitung 1875 Sp. 166.

Schon aus diesem ganz allgemeinen Resultate möchte ich den Schluss ziehen, dass die Oolysen nicht Rückschlagserscheinungen sind, vielmehr der Ausdruck einer Verdrängung der einen Bildung durch eine andere. An Stelle generativer Anlagen treten vegetative ¹⁾, und zwar dem Entstehungsorte angemessene, auf, so dass an den ausgegliederten Carpidtheilen im allgemeinen Fiederblätter, in der Verlängerung der Blütenachse Knospen sich bilden.

Da nun beide Bildungsvorgänge gegen einander ankämpfen, so entstehen in beiden Fällen Mittelformen, verschieden, je nachdem der eine oder der andere Vorgang die Oberhand gewonnen hat. Die Endproducte werden einmal dem Ovulum, ein andermal dem Fiederblättchen, oder, je nach dem Bildungsort, der Knospe näher stehen. Ist die vegetative Bildungsform nur langsam zur Herrschaft gelangt, so giebt es zahlreiche Mittelformen, daher der eine Beobachter über mehr „instructive“ Mittelstufen zu berichten weiss, als der andere.

Wären die Oolysen wirklich Rückschlagserscheinungen, so sollte man doch erwarten, dass einmal etwas, einem kryptogamen Sporangium Aehnliches, in die Erscheinung träte, doch dem ist nie der Fall, vielmehr das Endresultat immer nur: das rein vegetative Blättchen oder die Knospe. Dass aber in den Zwitterformen das Ovulum mehr oder weniger in das Blättchen, oder in die Knospe, aufgenommen erscheinen muss, ist klar; selbst eine gewisse, freilich in weiten Grenzen schwankende Regelmässigkeit in der Art der Aufnahme, kann hierbei sich geltend machen und darf es nicht wundern, dass das Eichen schliesslich am Fiederblättchen nur noch in Gestalt eines einfachen, seitlichen Höckers vertreten ist. In diesem Höcker erblicke ich aber das ganze reducirte Eichen und nicht dessen Nucellus allein, denn ich kann nicht zugeben, dass die anderen

¹⁾ Die dann später selbst, so weit es sich um Knospen handelt, mit der Bildung generativer Anlagen abschliessen können.

Fälle, in denen man die Integumente noch mehr oder weniger entwickelt, mehr oder weniger mit dem Fiederblatt verschmolzen findet, Mittelstufen wären, die zu diesem Endresultate führten. Jeder der beobachteten Fälle gilt nur für sich allein, und stellt den Compromiss dar, der zwischen dem Streben ein Ovulum zu bilden und demjenigen ein Fiederblatt zu erzeugen, stattgefunden hat. Ist nur ein einfacher Höcker am Fiederblatte vorhanden, so erblicke ich hierin nur die Folge des frühzeitigen Ueberhandnehmens der Fiederbildung, nicht etwa die Folge eines Zurückweichens bereits angelegter Integumente in das Fiederblatt. Die beobachteten Zwitterfälle lassen sich in einem Worte nicht als Entwicklungszustände, die durchlaufen werden müssen, um zu den extremen Fällen zu gelangen, an einander reihen. — Bei vollständiger Vergrünung der Carpiden pflegen dann auch die Fiederblätter, welche die Ovula vertreten, an denselben auszubleiben, nur die Nervatur des Carpids findet sich noch in ihrer Eigenart erhalten ¹⁾. In solchen Fällen sind die Ovula bis auf ihre Anlage geschwunden. Das Bildungsgewebe für dieselben, welches die Angriffspunkte für die vegetative Neubildung hergab, ist weggefallen und so unterblieb auch alle vegetative Bildung.

Mit Celakovsky bin ich aber der Ansicht, dass wo Knospen an ausgegliederten Carpidtheilen beobachtet worden sind, dieselben im Allgemeinen auf Adventivbildungen aus den Ovularblättchen zurückzuführen sein. Die Beobachtungen von Celakovsky an *Alliaria* geben einer solchen Annahme alle Wahrscheinlichkeit. Andererseits kann ich aber von meinem Standpunkte aus die Möglichkeit der directen Vertretung des Eichens durch eine Knospe, wie sie öfter von Peyritsch angegeben wird, auch an frei ausgegliederten Carpidtheilen, nicht in Abrede stellen. Halte ich doch auch das „Ovularblättchen“ nicht für homolog dem Ovulum, sondern für eine dessen Stelle ver-

¹⁾ Vergl. den oben angeführten, von Brongniart beschriebenen Fall für *Cheiranthus*.

tretende Bildung. Dass aber Knospen unter besonderen, deren Bildung günstigen Verhältnissen überall an Blattgebilden auftreten können, ja dass man die Anlage von Knospen aus Vegetationspunkten, deren Bildung man künstlich anregte, veranlassen kann, ist allbekannt. — Ebenso wie an ausgegliederten Carpidtheilen ausnahmsweise (ob nun aus dem Ovularblättchen oder anders entstanden) Knospen sich bilden, so finden sich auch ausnahmsweise an Stelle der Compositen-Eichen, also in der Verlängerung der Achse, lanzettförmige, blattartige Gebilde. Doch lassen sich diese Gebilde wohl mehr als das Resultat einer Streckung und Aufrichtung des Integuments in der Verlängerung des Funiculus denn als wirkliche Blattbildungen auffassen.

Eine gewichtige Stütze erhalten meine, in diesem Abschnitte entwickelten Anschauungen durch die interessante, neuerdings von Goebel¹⁾ beschriebene Durchwachsung der Sporangien bei *Isoëtes*. Die Sporangienanlagen waren da direct in Sprosse ausgewachsen, ähnlich wie die von mir beobachteten *Helenium*-Eichen. Dass die Sporangien der *Isoëtes*-Arten aber metamorphosirte Sprosse seien, das kann Goebel ebensowenig aus seinen Untersuchungen, als ich aus den meinigen schliessen. Die von ihm beobachteten Durchwachsungen sind eben auch nicht Rückschlagsbildung, die Stellung in der Achsel des Blattes dürfte es hier vielmehr sein, welche die Umbildung der Anlagen in Sprosse begünstigte.

DEUTUNG DES OVULUM.

Von dem eben eingenommenen Standpunkte aus, ohne mich also durch die Missbildungen beirren zu lassen, kann ich jetzt zu meiner früher schon angegebenen Deutung zurückkommen: dass das Ovulum einem ganzen freien Sporangium²⁾ der Gefäss-

¹⁾ Bot. Zeitung 1879 Sp. 1.

²⁾ Ich bezeichne jetzt mit dem Namen Sporangium alle sporenführenden Kapseln der Gefässkryptogamen, ob nun der Farne, Hydropterideen, ob nun

kryptogamen, und zwar der Funiculus dem Sporangiumstiele, der Nucellus der Sporenkapsel entspricht. Die Integumente des Ovulum habe ich nicht direct mit den Integumenten der Farne verglichen, weil sie aus dem Ovulum, also aus dem Sporangium selbst und nicht aus dem, dasselbe tragenden Gebilde entspringen. Meine Deutung lässt sich ohne Weiteres in Uebereinstimmung mit den entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen bringen, während die aus den Missbildungen gewonnene, dies nur durch die Annahme künstlicher Verschiebung vermag. Das ursprünglich laterale Sporangium soll als Nucellus auf den Scheitel des Ovarblättchens gerückt sein. Ich hätte im Princip nichts gegen eine solche Verschiebung, müsste dieselbe aber für eben unseren Fall von vorn herein für unwahrscheinlich erklären: denn es wäre doch wunderbar, dass diese Verschiebung, die bei jeder Missbildung eintritt, sich auch nicht in einem einzigen, normalen Falle mehr verräth. Ja sie wird hartnäckig selbst bei Um-

der Equisetaceen, Marattiaceen, Ophioglossean und Lycopodiaceen. Nicht etwa, dass mir meine frühere Ableitung des Ophioglossean- und Lycopodiacean-Sporangiums jetzt unwahrscheinlich geworden wäre, sondern weil ich mir einerseits der hypothetischen Bedeutung dieser Ableitung bewusst wurde, andererseits zu der Ueberzeugung gelangt bin, dass es nicht möglich ist, alle Gebilde nur mit den ihrer Homologie gemässen Namen zu bezeichnen. So ist beispielsweise Leitgeb zu der Ansicht gelangt, dass die Blätter der Moose nicht denjenigen der Farne, aber selbst nicht alle unter einander homolog sind. Die Bezeichnung jedes einzelnen Falles mit einem besonderen Namen, würde die Macht der Sprache übersteigen, eine sehr complicirte Terminologie schaffen, ausserdem auch, mit dem Fortschritt unserer Kenntnisse, zu fortwährenden Aenderungen führen. Wir müssen uns selbstverständlich vor Namen hüten, die einen wissenschaftlichen Widerspruch in sich schliessen, also nicht etwa weiter die Ovula als Samenknospen bezeichnen; sonst aber uns mit allgemeineren Bezeichnungen begnügen, auch wenn diese nicht immer völlig identische Gebilde umfassen. Die wissenschaftliche Deutung des einzelnen Falles muss uns dann aber für jeden einzelnen Fall gegenwärtig bleiben. Als Ideal schwebt mir nichts destoweniger, in weiter Zukunft, eine Terminologie vor, nur auf Homologien begründet.

kehrung des Eichens festgehalten, wo die sofortige laterale Anlage des Nucellus oft scheinbar näher läge. Daher auch Braun recht hatte eine grössere Uebereinstimmung nach dieser Seite zwischen den Thatsachen der Entwicklungsgeschichte und den aus der Missbildung gezogenen Schlüssen zu verlangen ¹⁾).

Dass meine Deutung auch viel besser auf die nackten Eichen passt, das heisst solche, denen die Integumente fehlen, brauche ich wohl nicht erst zu betonen ²⁾).

Auch ändert es nichts an der Deutung, wenn das Eichen, wie in manchen Familien, mehr oder weniger tief in seinen Träger aufgenommen wird, es hört dann eben nur auf, ein frei ausgegliedertes Sporangium zu sein.

Es hatte Braun bereits in seiner Abhandlung über Polyembryonie und zuletzt in derjenigen über die Gymnospermie der Cycadeen, die Zurückführung des Ovulum auf das Sporangium in der Art versucht, dass dieses sich von der untergeordneten Bedeutung einer Excrescenz am Fruchtblatte, bis zu der Dignität blattbildender Vegetationspunkte erhoben hätte, um durch Hervorbringung einiger scheidenartiger Blattgebilde den im Inneren der Vegetationsspitze entstehenden Fortpflanzungszellen einen geeigneten Schutz zu gewähren ³⁾. Dieser Auffassung Braun's können wir uns auch nicht anschliessen, da wir das Ovulum auch jetzt noch für eine Emergenz halten; ebensowenig aber auch der Celakovsky'schen Deutung, die er Braun entgegenhält, dass das behüllte Eichen vollständig einem ganzen Fiederlappchen des Farnfruchtblattes sammt dessen Sorus entspricht ⁴⁾. Nach Celakovsky soll ja nur der Nucellus des Eichens

¹⁾ Die Frage nach der Gymnospermie der Cycadeen. Monatsber. d. kgl. Akad. d. Wiss. zu Berlin vom April 1875. p. 353 Anm.

²⁾ Dahingegen meint Celakovsky (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XI p. 157. 1877), dieselben würden wohl einem ganzen Blattzipfel, der die Makrospore (Keimsack) nicht in einer besonderen Emergenz wie gewöhnlich, sondern unmittelbar in seinem Inneren bildet, richtiger zu vergleichen sein.

³⁾ Polyembryonie p. 244, 1860. Gymnospermie der Cycadeen. Anm. p. 361.

⁴⁾ Placenten. Anm. p. 12 des Separatabdruckes.

dem Sporangium gleichwerthig und das Gebilde, das er in Missbildungen dem Ovularblättchen aufsitzen sieht, eben nur der Nucellus sein. Ich habe hingegen vorhin schon die Gründe angeführt, die mich für die Deutung dieses Höckers als Rest des ganzen Ovulum bestimmen.

Die Deutung der Ovula als Emergenzen, wodurch sie in dieselbe Kategorie mit den Sporangien gebracht werden, ist aber auch noch mit einer anderen Thatsache besser vereinbar, derjenigen nämlich, dass die Eichen nicht immer nur an den Carpidrändern, sondern oft über grössere Flächen der Carpiden vertheilt sind. Darin stimmen sie eben mit den Sporangien und sonstigen Emergenzen überein, während die Annahme so vieler Blattfiedern aus der oberen Fläche des Carpids etwas Gezwungenes hat, da wir im Allgemeinen gewohnt sind, die Blattfiedern nur an den Blatträndern anzutreffen. Wir brauchen bei unserer Deutung also nicht erst zu künstlichen Ueberspreitungen unsere Zuflucht zu nehmen ¹⁾).

Da es den Anhängern der Blattfiedernatur der Eichen aber doch etwas bedenklich schien, Blattfiedern aus der Mediane des Carpids hervorgehen zu sehen, so wurde oft betont, dieselbe sei stets frei von Eichen ²⁾. Das veranlasste mich, einige auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen vorzunehmen. Gleich bei

¹⁾ Celakovsky nimmt in seiner letzten Publication (Teratologische Beiträge zur morphologischen Deutung des Staubgefässes, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XI p. 156, 1877) an, dass, wo der Blattrand des Carpells 2 Reihen Eichen trägt, eine Reihe ohne Zweifel dem ursprünglichen Blattrande und die zweite der ebenso zerschlitzen Emersion entspricht; wenn noch mehr Reihen Eichen nächst dem Blattrande, oder auf dem grössten Theile der Innenfläche des Carpells sich bilden, so entspricht abermals jede weitere Reihe einer einfachen Emersion längs der Mediane, so dass das Fruchtblatt gleichsam aus drei und mehreren in der Mediane verwachsenen Spreiten besteht. In diesem Aufsatze suchte Celakovsky auch besonders die Homologie des Eichens mit der sporen-erzeugenden Blattfieder von Botrychium zu begründen.

²⁾ Celakovsky, Placenten p. 68 und Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. XI p. 158, 1877.

Nupher luteum konnte ich mich nun überzeugen, dass einzelne Eichen auch genau in der Mediane des Carpids stehen können, nur die Raumverhältnisse innerhalb der Fächer, nicht andere Momente, entscheiden über die Vertheilung der Eichen. Bei *Brasenia peltata* fand ich, durch Eichler's Diagramme ¹⁾ auf die Pflanze aufmerksam gemacht, für gewöhnlich zwei anatrope Eichen in jedem Fruchtblatte, und zwar übereinander genau auf der Mittellinie inserirt ²⁾. Mir stand, durch Eichler's Güte, zwar nur getrocknetes Material zur Verfügung, doch gab dieses ganz schöne Präparate, als ich die Blüthen in Kalilauge gekocht, dann mit Wasser und Alkohol ausgewaschen und zuletzt mit Essigsäure behandelt hatte. Die Präparate erschienen, in Glycerin gelegt, völlig durchscheinend, so dass ich den Gefässbündelverlauf im Inneren leicht verfolgen konnte. Das Carpid erhält aus der Blüthenachse ein Bündel, dieses spaltet sich gleich am Grunde des Carpids in drei Zweige. Die zwei Eichen sind auf dem Mittelnerven über einander inserirt, das untere in halber, das höhere in zwei Drittel Höhe. Sie erhalten je ein Bündel vom Mittelnerven, aber auch die Seitennerven geben, wie Fig. 89, Taf. VIII, zeigt, Zweige nach ihrer Basis ab. Ein Randnerv wurde in dem in Fig. 89 dargestellten Fruchtknoten, durch einen Zweig des linken Seitennervs gebildet. Beim Oeffnen des Fruchtblattes war er zerrissen worden. Bei *Cabomba aquatica* ³⁾ stehen hingegen die Eichen nicht völlig in der Mediane, wenigstens nicht in den von mir untersuchten Fruchtblättern; doch fand ich einzelne oft der Mediane genähert. Als der normalste Fall kam mir derjenige vor, wo das Fruchtblatt drei Ovula wie Fig. 90, Taf. VIII, führte. Auch bei *Cabomba* theilt sich das Bündel beim Eintritt in drei Zweige. In halber Höhe findet aber eine

¹⁾ Bd. II p. 177.

²⁾ So auch richtig beschrieben und abgebildet von A. Gray. Gen. ill. Vol. I, p. 48, und Taf. 39, Fig. 7.

³⁾ Vergl. auch Caspary, Flor. bras. Nymph. p. 139 und Taf. 37, Fig. 16 bis 20.

Anastomose zwischen den mittleren und den beiden seitlichen Bündeln statt und mitten auf der Anastomose sitzt beiderseits des Mittelnerven je ein Eichen. Ein drittes Eichen steht am Carpellrande; es erhält sein Bündel von den beiden seitlichen Nerven, welche sich unterhalb seiner Ansatzstelle vereinigen. — Die Resedacee, *Astrocarpus sesamoides*, führt bekanntlich nur ein einziges dorsales Eichen. Das Carpid wird von einem medianen Gefässbündel durchsetzt, welches paarweise seitliche, sich weiter verzweigende Bündel abgiebt, so wie das in den Figuren 91 und 92, Taf. VIII, (die erstere von der Seite, die letztere von der Front gezeichnet) zu sehen. Dem medianen Nerven, an der Stelle, wo derselbe die seitlichen Zweige abgiebt, sitzt das Eichen an; es deutet hier nichts darauf hin, dass eine Umkehrung des Fruchtknotens, so wie es Celakovsky will¹⁾, stattgefunden hätte. Auch Eichler hat sich bereits gegen eine solche Deutung ausgesprochen²⁾.

Sei dem übrigens wie es wolle, für *Brassenia* lässt sich die ursprüngliche dorsale Stellung der Eichen in der Mittellinie des Carpids keinesfalls in Abrede stellen.

DIE INSERTION DER CARPIDEN.

Celakovsky³⁾ behauptet, die Carpiden seien überall Tuten- oder Kappenbildungen, so dass der Carpidgrund stets mit zu dem Carpid gehöre. Auf diese Weise kommt selbst das terminale Ovulum auf dem „gebundenen Kappentheile“ des Carpids zu stehen. Warming schliesst sich in seiner Abhandlung über das Ovulum bedingungslos Celakovsky an, und sucht dessen Auffassung, so weit es thunlich, histogenetisch zu stützen⁴⁾. Ich selbst nehme eine vermittelnde Stellung in dieser Frage ein. Ich bin nämlich der Ansicht, dass in gewissen Fällen das Carpid

¹⁾ Placenten p. 22.

²⁾ Diagramme Bd. II, p. 217.

³⁾ Placenten p. 68.

⁴⁾ l. c. p. 182 u. ff.

auch mit seinem Grunde, aus der Blütenachse ausgegliedert wird, in anderen Fällen dagegen mit seiner Basis den Blütenboden nur umfasst. Folge ich den von Warming für seine Untersuchungen gewählten Beispielen, so gehört zunächst *Geum urbanum* sicher in die erste Kategorie, also in die Kategorie der Tuten- oder Kappenbildungen von Celakovsky; wir haben es dort mit einem gestielten Fruchtblatte gleichsam zu thun, das sich, mit Warming, einem *Nelumbium*-Blatte wohl vergleichen lässt. In dieselbe Kategorie ist auch *Ranunculus acris* ohne weiteres zu bringen. Bei *Ficus Carica* und *Peperomia* mag der Blütenboden auch noch vollständig vom Carpid eingenommen werden; doch sicher nicht mehr bei *Senecio vulgaris*, *Blitum Bonus-Henricus* und *Rheum*. Das Ovulum bildet sich in den drei letzten Fällen direct auf dem Blütenboden. Besonders auffallend wird dies bei *Blitum* und *Rheum*, denen ich *Polygonum divaricatum* hinzufüge, wo das Ovulum gleichzeitig, ja zeitiger als die Fruchtknotenwand sich erhebt. In diesen Fällen eine gebundene Kappenbildung anzunehmen, halte ich für durchaus willkürlich. Dabei stelle ich durchaus nicht in Abrede, dass diese Fälle mit anderen deutlich carpidständiger Ovula durch alle Mittelstufen verbunden sind, ja dass es scheinbar terminale Eichen giebt, die durch ihre spätere Verrückung auf das Carpid, deutlich ihre Zugehörigkeit zu demselben verrathen. Wo aber das Ovulum deutlich auf dem Blütenboden steht, kann ich nicht der vor-gefassten Theorie, dass das Eichen stets auf dem Blatte stehen muss, zu Liebe, ihm hier eine Carpidkappe unterbreiten. Vielmehr bestärken mich die vorhandenen Mittelformen nur in der Annahme, dass ein Herabrücken des Eichens auf die Achse möglich ist. Es spielt sich hier derselbe Process ab, wie bei den Sporangien von *Selaginella*, die von dem Blattgrunde auf die Achse hinaufrücken, und sehe ich es auch dort nicht für nöthig an, den Blattgrund bis über die Insertion des Blattes hinauf in den Stengel zu verlängern. Auch hat es von meinem Standpunkte aus nichts Widersprechendes, wenn eine Emergenz auf Achsen-

theile gelangt, während es in der That Schwierigkeit macht, hier eine isolirte Blattfieder entspringen zu lassen. Dass aber das Eichen der Compositen sowie dasjenige der Polygoneen terminal ist, dafür spricht auch die Untersuchung des fertigen Zustandes und die Missbildung. Der fertige Zustand: denn wir haben gesehen, dass die Gefässbündel in das Eichen bei Compositen und Polygoneen direct aus dem Achsenende treten und in keiner Beziehung zu den Carpiddbündeln stehen, vielmehr mit denselben alterniren; die Missbildung: denn wir haben in keinem der unzähligen beobachteten Fälle der Oolyse bei Rumex und Helenium auch nur ein einziges Mal das Eichen auf eines der Carpide herausrücken sehen, es blieb stets central. Ich fand es daher auch ganz überflüssig, darüber zu speculiren, welchem der beiden Fruchtblätter bei Helenium, welchem der drei Fruchtblätter bei Rumex das Ovulum angehört, es gehört in Wirklichkeit keinem derselben, es steht jetzt mitten zwischen denselben auf der Achse. Anders, wenn es sich darum handeln sollte zu ermitteln, welchem der Fruchtblätter das Eichen einmal angehört hat. Doch dieses ist hier nicht mehr von dem Objecte selbst, sondern nur durch Vergleich mit anderen verwandten Objecten, mit Hülfe der phylogenetischen Methode, mit grösserer oder geringerer Wahrscheinlichkeit zu erfahren. Die Neigung des Blütenbodens innerhalb des Fruchtknotens bei Compositen ist, meiner Meinung nach, nur die Folge der frühzeitigen Raumanpassung an die späteren Entwicklungsvorgänge des Eichens. Nach der Krümmungsseite des Eichens hin wird Raum geschaffen dadurch, dass sich das Eichen schräg stellt und zunächst in der, seiner späteren Krümmung entgegengesetzten Richtung wächst. Der reichlichere, nach der Krümmungsseite vorhandene Raum bringt es mit sich, dass hier bei Durchwachsung eine Adventivknospe sich bilden kann. Ob dann aber das Eichen auch an seinem Scheitel durchwächst, hängt weiter, so weit ich feststellen konnte, davon ab, ob es ihm gelingt, sich frühzeitig hierfür im Scheitel des Fruchtknotens den Raum zu schaffen. Die Ent-

wickelung der unteren Adventivknospe wurde aber früher für die Durchwachsung der Blüthenachse selbst gehalten und hieraus auf die Zugehörigkeit des Eichens zu dem von jener Knospe entfernteren Fruchtblatte geschlossen.

Ich habe es schon früher ausgesprochen, dass ich mich in Betreff der Deutung der freien centralen Placenta durchaus Celakovsky anschliesse, mit Vorbehalt nur der Frage, ob der Boden, der die centrale Placenta von der Wandung des Fruchtknotens trennt, als Blütenboden oder Carpidboden aufzufassen ist. Ueber die einzelnen Fälle würden hier weitere Untersuchungen zu entscheiden haben. Denkbar und in vielen Fällen wahrscheinlicher sogar ist es, dass nach Schwinden der Scheidewände, die man aus phylogenetischen Gründen wohl annehmen muss, die centralen Theile der Carpiden völlig von den dorsalen getrennt wurden.

VERHAELTNISS DER OVULA ZU DEN ANTHERENFÄCHERN.

Nach dem früher Entwickelten kann ich die Ovula nicht aus den Antherenfächern ableiten, es greift vielmehr die Homologie beider weit nach rückwärts in die Kryptogamen-Ahnen zurück. Ich suchte zu zeigen, dass die Entwicklungsvorgänge im Nucellus und im Antherenfach sich nicht ohne weiteres decken und dass die Vorgänge im Embryosack und in der Pollen-Mutterzelle sich nicht parallelisiren lassen. Andererseits sehen wir auch in solchen Verbildungen, in denen Eichen die Antherenfächer ersetzen, dieselben nie in einer den Fächern gleichen Zahl auftreten. Vielmehr nimmt eine ganze Reihe von Eichen die Stelle eines Antherenfaches ein ¹⁾. Wenn also das Eichen, nach meiner bisherigen Erörterung, einem freien Sporangium

¹⁾ Vergl. v. Mohl, Verm. Schriften p. 34, Taf. I, Fig. 15—25, vom Jahr 1836; vornehmlich aber Engler im Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. X p. 309, Taf. XXIV (am schönsten Fig. 64) 1875.

der Gefässkryptogamen entspricht, so dürfte das Pollenfach eher einem ganzen Sorus gleichwerthig sein, der aus der Verschmelzung zahlreicher Sporangien entstanden und gleichzeitig in das Blattgewebe aufgenommen wurde.

In dieser Auffassung begegnen wir uns mit Celakovsky, nur dass derselbe in seiner Ausführung des Vergleichs weiter geht. „Es entstand somit“, schreibt derselbe, „aus einem den Ophioglossean und zwar Ophioglossum nächststehenden Sporenblatt, einerseits durch Verschmelzung der einzelnen Fächer zu einem Antherenfache und durch congenitales Zusammenwachsen beider Spreiten die Anthere, andererseits durch Zertheilung des Randes eines einspreitig gebliebenen Sporenblattes zwischen den einzelnen Sporenfächern (wie bei Botrychium) und durch Umbildung der Fiederblättchen in Ovula das einfachste Fruchtblatt“¹⁾.

Ich kann nichts einwenden gegen die Ableitung der Eichen aus solchen Sporangien wie diejenigen von Botrychium, welche vielleicht einen ganzen Sorus repräsentiren und könnte mir dann das Antherenfach als eine Verschmelzung solcher Sori denken. Ich habe ja absichtlich zuvor den Ausdruck Sporangium weiter gefasst, um auch einer solchen Möglichkeit gerecht zu werden — die ich freilich für nichts anderes, als für eine der möglichen Möglichkeiten gelten lassen kann. Doch bin ich gegen die Ableitung der Anthere aus zwei congenital zusammengewachsenen Spreiten, möchte mir vielmehr das Auftreten der Blattflügel respective Blattlappen an Stelle der Antherenfächer in derselben Weise wie das Auftreten der Blättchen an Stelle der Ovula motiviren. Auch würde meine Auffassung sich von derjenigen von Celakovsky noch dadurch unterscheiden, dass ich das ganze Eichen aus einem ausgegliederten Sporangium von Botrydium ableiten müsste und nicht das Fiederblatt erst zu Hülfe nehme, um die Hülle des Eichens und dessen Stiel zu bekommen.

¹⁾ Jahrb. f. wiss. Bot. XI p. 156.

Hierüber schreibt nämlich Celakovsky: „Denken wir uns, dass die Sporenerzeugung der weiblichen Sporenblätter durchaus nur auf die Oberseite des Fiederblättchens eingeschränkt wurde und dass die sporenerzeugende Partie der Oberseite als besondere Emergenz durch vorausgehende Zelltheilung hervorgewölbt und ausgegliedert wurde, dass ferner das Fiederblättchen rings um die sporenerzeugende Emergenz, aus welcher der Nucellus hervorgegangen ist, tutenförmig sich geschlossen habe, so erhalten wir im Wesentlichen den Bau des einfach behüllten Eichens“¹⁾).

Ich müsste hingegen auch bei solcher Ableitung die Integumente als Neubildungen aus dem ausgegliederten Sporangium, dessen Stiel zum Funiculus geworden wäre, hervorgehen lassen.

Dass das Antherenfach eine höhere Einheit als das Eichen repräsentirt, das geht zunächst aus den Missbildungen, in welchen an Stelle der Fächer Eichen auftreten, hervor, es scheint dafür aber auch die Thatsache zu sprechen, dass in einigen Fällen, so bei Mimoseen, die fertilen Zellen der Antherenfächer durch sterile unterbrochen werden. Jeder Abschnitt könnte dann einem Sorus entsprechen, aber auch mit einem einfachen Sporangium verglichen werden, ähnlich denjenigen, die wir im Marattiaceen-Sorus finden. Das Wahrscheinlichste dürfte aber doch sein, im Hinblick auf die hohe Organisation der in Frage stehenden Familie, der bisherigen Isolation des Vorgangs, auch dem sonst eigenthümlichen Verhalten der Pollenkörner bei diesen Pflanzen, dass uns hier eine neu erworbene und nicht eine ursprüngliche Eigenschaft entgegensteht. Dann wäre sie aber nicht eben geeignet uns Aufschlüsse über den Ursprung der Antherenfächer zu ertheilen.

ENDOSPERMBILDUNG.

Das Endosperm im Embryosack der Angiospermen wird durch Zelltheilung oder durch freie Zellbildung erzeugt. Den Vorgang

¹⁾ l. c. p. 156.

ersterer Art habe ich früher schon¹⁾ ausführlich für *Monotropa* geschildert. Ob nun beide durch den ersten Theilungsschritt, respective alle, durch spätere Theilungsschritte gebildeten Zellen sich gleichmässig weiter theilen oder nicht, soll hier nicht weiter berührt werden, es sind das Einzelheiten, die an dem Wesen der Sache nichts ändern und schon wiederholt früher eingehend behandelt wurden²⁾. — Für die freie Endospermiboldung nahm ich übereinstimmend mit früheren Angaben an, der Embryosackkern werde aufgelöst und an dessen Stelle freie Kerne in Mehrzahl gebildet³⁾. Diese Annahme, sowie die ganze Schilderung der Endospermentwicklung bei *Phaseolus*⁴⁾, beruhte auf einer Täuschung. In Wirklichkeit tritt auch in allen diesen Fällen der Embryosackkern in Theilung ein und wird die Zahl der Kerne weiter durch Theilung vermehrt. Die von Abbildungen begleitete Schilderung dieser Vorgänge erscheint demnächst in der botanischen Zeitung. Hier will ich nur die wichtigsten Punkte hervorheben. Die Kerne in den Embryosäcken theilen sich alle gleichzeitig, und wird es daher so schwer sie im Theilungszustand anzutreffen. Sie bildeten in den bis jetzt von mir untersuchten Fällen (vornehmlich *Myosurus minimus*, *Biserrula Pelecinus*, *Phaseolus multiflorus* und *vulgaris*, *Allium odorum*) nur eine einfache Lage an den Seitenwänden des Embryosacks und traten nur in den Enden des Embryosacks, wo die Protoplasmalage stärker wird, hin und wieder in mehreren Lagen auf. Die Zahl der Kerne steigt mit der Grössenzunahme des Embryosacks; nach einer jedesmaligen Theilung stellen sie sich in gleiche Abstände von einander. Die Zellkerne höherer Generationen erscheinen von etwas grobstrahlig angeordnetem Protoplasma umgeben; plötzlich werden sie zu Mittelpunkten einer zellbildenden Thätig-

¹⁾ Befr. und Zellth. p. 70.

²⁾ Vgl. Hofmeister, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. I. p. 181. 1858.

³⁾ Befr. u. Zellth. p. 71.

⁴⁾ Zellbildung und Zelltheilung. II. Aufl. p. 7.

keit. Bei *Myosurus* ordnet sich hierbei das Protoplasma um dieselben radial an. Die Radien verbinden jeden Kern mit allen seinen Nachbarn, sie sind gerade in der Verbindungslinie zweier Kerne um so stärker gekrümmt, je weiter von derselben entfernt. In gleichen Abständen von je zwei Kernen bildet sich eine Hautschichtplatte aus. Die Anlage derselben schreitet von dem vorderen gegen das hintere Ende des Embryosackes fort. Manchmal unterbleibt die Bildung der Hautschichtplatte zwischen zwei oder mehr Kernen, dieselben erscheinen wie in einer gemeinsamen Zelle eingeschlossen. Dann sind auch noch die Fäden zwischen diesen Kernen ausgespannt und die Anlage der Hautschichtplatten folgt bald nach. Innerhalb der Hautschichtplatten findet hierauf die Ausscheidung der Cellulose statt. Die feinen Fäden, die ich jetzt Zellfäden (und nicht mehr Kernfäden, wie früher) nenne, werden eingezogen; nur noch einige dicke Stränge verbinden den Kern mit der Hautschicht. Bei *Papilionaceen* fand ich die strahlige Anordnung der Fäden weniger ausgeprägt, bei *Allium* kaum merklich; die Zellkerne hatten aber dieselbe Lage in den sich bildenden Zellen; die Hautschichtplatten wurden ebenso angelegt, so dass man auch dort auf die Wirkung ähnlicher Kräfte schliessen konnte. Alle vorhandenen Kerne werden in die Zellbildung hineingezogen, die Vermehrung des Endosperms erfolgt nur noch durch Zelltheilung.

An Orten wo die Zellkerne mehrere Lagen bilden, also in den beiden Enden des Embryosackes kann es vorkommen, dass dieselben frühzeitig desorganisirt werden; dann schwellen die einzelnen Kerne fast bis zur gegenseitigen Berührung an und bilden Kammern, in denen das Kernkörperchen die Stelle des Kerns einnimmt. Solche kämmerige Plasmamassen werden später vom Endosperm verdrängt und resorbirt, ich habe sie früher bei *Phaseolus* für normale Endospermbildungen gehalten. Der Umstand andererseits, dass bei *Papilionaceen* die Grösse der Kerne von dem Mikropyl-Ende gegen das Innere des Embryosackes hin zunimmt, erweckte in mir die Vorstellung aufeinander-

folgender Entwicklungszustände der Zellen. Ich suchte auf diese Weise das Beobachtete mit den herrschenden Vorstellungen in Einklang zu bringen, und liess mich namentlich dadurch täuschen, dass ich meinte, die Zellen müssten frei von einander entstehen.

Die strahlenförmige Anordnung des Plasma um die Kerne und die Ausbildung der Trennungswände hat neuerdings Hegelmaier zum ersten Mal richtig beobachtet; doch verallgemeinerte er den Vorgang nicht, weil er meinte, an verschiedenen Pflanzen verschiedene Resultate erhalten zu haben. Auch nahm er eine freie Entstehung der Kerne an¹⁾.

Auf Grund meiner Untersuchungen kann ich hingegen die Behauptung aufstellen, dass es nur zwei Arten der Endospermibildung bei Angiospermen giebt, durch gewöhnliche Zweitheilung der Zellen, oder zunächst durch freie Zweitheilung der Kerne mit nachheriger Ausbildung der Zellen um diese Kerne.

GYMNOSPERMEN.

WEIBLICHE BLUETHEN.

Im Folgenden beabsichtige ich zunächst eine Uebersicht der gröberen Verhältnisse der Entwicklung und des Baues zu geben und komme auf die histologischen Vorgänge dann besonders zu sprechen. Da ich meine Arbeit über Coniferen und Gnetaceen von 1872 oft werde zu citiren haben, so schalte ich die auf dieselbe bezüglichen Seitenzahlen und Figuren einfach zwischen doppelte Klammern ein.

¹⁾ Vergl. Unters. über Entwicklung dikotyledoner Keime 1878 p. 89 u. ff.

A. CONIFEREN.

I. TAXACEAE.

1. TAXEAE.

Wie aus Van Tieghems und meinen eigenen Untersuchungen bekannt, bildet das Primansprösschen ¹⁾ bei *Taxus baccata* zunächst zwei quer zum deckenden Laubblatt inserirte Vorblätter und auf diese folgend nach zwei Fünftel orientirte Schüppchen. Das achte oder meist erst das dreizehnte dieser Schüppchen trägt eine Achselknospe, welche den Vegetationskegel des Primansprösschens zur Seite drängt und scheinbar die Achse desselben fortsetzt. Dieses Secundansprösschen trägt drei decussirte Schuppenpaare und endet mit dem terminalen Eichen. Manchmal ist auch die nächsttiefere Schuppe des Primansprösschens fertil, das Zweiglein also zweiblühthig. In diesem Jahre (1878) ist diese Erscheinung an einem Baume unseres botanischen Gartens sehr häufig. Andererseits fand ich auch wieder mehrere Fälle, in denen das Primansprösschen sich zu einem belaubten Zweiglein weiter entwickelt und das fertile Zweiglein zur Seite gedrängt hatte.

Die Primansprösschen werden bereits mit Sommeranfang in den Blattachsen der jüngstentwickelten Triebe angelegt ((p. 6)), sie bilden zunächst ihre beiden transversalen Vorblätter und dann die nach zwei Fünftel stehenden Schüppchen aus. Anfang August ²⁾ tritt das Secundansprösschen auf. Der Vegetationskegel desselben erscheint von Anfang an stärker als derjenige des Primansprösschens. Die drei decussirten Schuppenpaare werden rasch entwickelt. Fig. 1, Taf. IX zeigt den Augenblick, da das erste und zweite Paar bereits angelegt ist, in Fig. 2, Taf. IX ist auch

¹⁾ Ich wähle hier jetzt mit Vorliebe die von Eichler in dessen trefflichen Blüthendiagrammen angewandten Ausdrücke.

²⁾ Nicht September, wie ich früher irrthümlich angab.

das dritte Paar bereits vorhanden und es beginnt die Bildung des Integuments. Der Vegetationskegel erscheint gegen Fig. 1, Taf. IX entsprechend verkleinert. Das Integument tritt sofort als ein rings geschlossener Wall in die Erscheinung und erhebt sich auch weiter als solcher, doch sind meist deutlich zwei sich gegenüberliegende, mit dem letzten Schuppenpaare alternirende Stellen des Walles, etwas höher als die benachbarten entwickelt. Im Innern erhebt sich der Nucellus als unmittelbare Fortsetzung des Vegetationskegels des Sprösschen.

Ist das in Frage stehende terminale Gebilde, sowie ich es nunmehr annehme, ein Ovulum, dessen Hülle ein Integument, so wird auch der im folgenden Frühjahr sich um das Ovulum erhebende Wall ((p. 3)) nicht mehr als Cupula sondern als äusseres Integument oder als Arillus zu deuten sein ((Taf. I, Fig. 5, 7, 14)).

Den Gefässbündelverlauf in den kleinen Blüthenzweigen fand ich durchaus conform meiner früheren Schilderung ((p. 3)). Das Primansprösschen erhält, wie jeder andere Achselpross, zwei Gefässbündel aus dem Mutterspross. Die beiden Bündel spalten sich sofort rechts und links zu je drei und geben die mittleren Zweige für das erste Schuppenpaar ab; die zurückbleibenden verschmelzen paarweise von entgegengesetzten Seiten; dann trennen sie sich und verschmelzen abwechselnd und versorgen der Reihe nach die Schüppchen. In der Einfügungsebene der obersten fruchtbaren Schuppe gehen drei Bündel von dem Bündelkreise der Primansprösschen ab, das eine tritt in die Schuppe, die beiden anderen in deren Achselproduct. Die zurückbleibenden Bündel des Primansprösschens erlöschen in dessen Achsenende, die des secundanen Achselprösschens versorgen hingegen die drei aufeinanderfolgenden Schuppenpaare. Hierbei zerfallen die Bündel jedesmal in drei Aeste, von welchen das mittlere in die Schuppe ausbiegt, die beiden seitlichen hingegen mit denjenigen der entgegengesetzten Seite zu je einem verschmelzen, der alsbald wieder in drei sich spaltet und das Spiel weiter fortsetzt. So

zeigt denn der Querschnitt abwechselnd zwei oder sechs Bündel. Nachdem das letzte Schuppenpaar versorgt worden ist, ordnen sich die zurückgebliebenen Bündel wie gewöhnlich mit diesem alterirend an und verschmelzen wieder zu je einem Bündel, allein nun spalten sich diese beiden Bündel nicht weiter, lösen sich vielmehr unter dem Nucellus in Schraubenzellen auf. Aus der Mitte beider Gruppen geht noch vor deren Auflösung nach aussen je ein Leitbündel ab, welches aber, wie ich nunmehr corrigiren muss, Gefässe nicht enthält, sondern nur aus langgezogenen, ziemlich dünnwandigen Elementen besteht. Auf dem Querschnitte, bei starker Vergrösserung, zeigen einige dieser Elemente sich etwas stärker in den Ecken verdickt. Die beiden Kanten an der Samenschale entsprechen den beiden Zellenzügen, häufig sieht man auch drei, selbst vier solcher Kanten, wenn nämlich die letzte Verschmelzung der Bündel unter dem Nucellus nicht erfolgte und jedes ein Leitbündel an die Samenschale abgab ((p. 4)). An den Arillus kehrt sich das Gefässbündel nicht.

Wie wir aus obiger Schilderung, die ich mit den Figuren ((15 und 16, Taf. I)) zu vergleichen bitte, ersehen, giebt der Gefässbündelverlauf keinerlei Anhaltspunkte, um das Eichen mit einer der obersten Schuppen etwa, oder sonst mit einem Theile des Integuments in Zusammenhang zu bringen. Die Angabe Van Tieghem's¹⁾, dass die sechste, lateral zum Tragblatt des Secundansprösschens gestellte Schuppe fertil sei, dass zwei Bündel der Achse dem Bündel dieser Schuppe folgen, ihre Schraubenzellen ihr zukehren und nun in das Eichen eindringen, ist völlig aus der Luft gegriffen. Durch diese Angabe sollte die Deutung Van Tieghem's gestützt werden: dass das Eichen hier in der Achsel des obersten Blattes des Secundansprösschens stehe und fast das ganze erste Blatt eines tertianen Sprösses vorstelle.

Die mit *Taxus* nah verwandte *Torreya nucifera* entwickelt normaler Weise zwei Blüthen an ihren Sprösschen, während dies

¹⁾ Ann. d. sc. nat. Bot. V^{me} ser. T. X. p. 231. 1869.

bei *Taxus* nur ausnahmsweise geschieht. Die Sprösschen stehen in den Achseln von Niederblättern, sie kommen in derselben Vegetationszeit zur Entwicklung wie die sie tragenden Triebe (p. 9).

Das Primansprösschen erzeugt ein transversales Schuppenpaar und stirbt ab, nachdem es meist zuvor noch ein rudimentäres, medianes Schuppenpaar gebildet hat. Das transversale Schuppenpaar ist fertil; es trägt je ein secundanes Sprösschen. Dieses Sprösschen bildet zwei decussirte Vorblattpaare und schliesst mit einem terminalen Ovulum ab. In seltenen Fällen verhält sich auch das Primansprösschen, nach Anlage des transversalen Blattpaares, wie ein secundanes, was zur Bildung eines dreiblühigen Sprosssystems führt. Der Mikropyrand des Integuments ist hier gleichförmig umschrieben, auch folgt, zum Unterschied von *Taxus*, die Ausbildung des Arillus hier sehr rasch auf die vollendete Eichenanlage. Diese Ausbildung ist von einer bedeutenden Streckung der Eichenbasis begleitet, so dass die Intertionsstelle des Integuments nun bedeutend hinaufgerückt erscheint.

Der Gefässbündelverlauf in den fertilen Sprossen ist im Wesentlichen wie bei *Taxus*, nur erhält das rudimentäre Achsenende des Primansprösschens, soweit sich dieses nicht zur Eichenbildung emporschwingt, keine Bündel. Ein Blattbündel für das Deckblatt und zwei demselben mit ihren Schraubengefässen zugekehrte Achselknospenbündel für das Primansprösschen, verlassen den Tragspross. Im Primansprösschen spalten sich die beiden, sich ihre Gefässe zukehrend, in je drei, von welchen je das mittlere in eine Schuppe, je die beiden seitlichen in ein Secundansprösschen wandern. Hiermit ist das Gefässbündelsystem des Primansprösschens erschöpft. In dem Secundansprösschen haben die beiden Bündel, sich immer in derselben Weise spaltend, die je zwei decussirten Vorblattpaare zu versorgen, worauf die vier letzten Bündel, durch die Streckung der Ovularbasis in die Länge gezogen, sich unterhalb des Nucellus in

Schraubenzellen auflösen. — Van Tieghem giebt auch hier an, dass das Eichen einem neuen, in der Achsel des vierten (dem Tragblatte des Secundansprösschen gegenüberliegenden) Vorblattes stehenden Sprösschen angehöre und als Ovularblatt für sich allein das einzige, einzig vorhandene Niederblatt dieses Sprösschens repräsentire. Demgemäss lässt Van Tieghem, den thatsächlichen Verhältnissen entgegen, dem genannten Vorblattbündel zwei weitere Bündel folgen, welche dem ersteren die Tracheen zukehren und dann in das Eichen treten sollen.¹⁾

2. CEPHALOTAXEAE.

Bei *Cephalotaxus Fortunei* stehen Blütenstände höherer Ordnung, die man als Zapfen bezeichnen könnte, in den Niederblattachseln gleichalteriger Triebe, welche um diese Zeit noch unentwickelt, erst in späterer Jahreszeit ihre Laubblätter entfalten. Jedes Zäpfchen trägt über einem basalen, verlängerten Internodium vier bis acht decussirte Paare fertiler Deckschuppen. Jede Deckschuppe birgt eine zweibluthige Inflorescenz. Diese zeichnet sich *Taxus* und *Torreya* gegenüber dadurch aus, dass sie keinerlei Deckschuppen und Vorblätter mehr bildet. Auch ist der Arillus hier vollständig unterdrückt. In den Deckblattachseln der Zäpfchen finden wir somit ein nacktes Primansprösschen, dem rechts und links je ein Eichen, als einziger Ueberrest der Secundansprösschen, aufsitzt. Der Mund der Eichen zeigt sich bei der Entwicklung meist deutlich transversal (im Verhältniss zum Primansprösschen) zweilippig. Das rudimentäre Achsenende des Primansprösschens ist stets zwischen den beiden Eichen aufzufinden ((p. 11)).

Den Gefässbündelverlauf hatte ich jetzt Gelegenheit an älteren Samenanlagen vollständiger denn früher kennen zu lernen — er ergab ein sehr interessantes Verhalten, welches mir früher entgangen war und auch von Van Tieghem nicht erwähnt

¹⁾ l. c. p. 283.

wird. Es verlassen auch hier für jede fertile Deckschuppe drei Bündel die Zapfenachse (Taf. IX, Fig. 5), das untere geht in die Deckschuppe, die beiden oberen in das Achselproduct. Die Bündel für das Achselproduct kehren auch, wie immer, ihre Tracheen einander und dem Deckschuppenbündel zu (Taf. IX, Fig. 6). In das Achselproduct angelangt, beginnen sie, seitlich aneinander rückend, sich in je zwei zu spalten und je zwei Theilhälften drehen sich nun, merkwürdiger Weise, so gegen einander, dass sie mit den Tracheen nach aussen, mit den Basttheilen nach innen zu stehen kommen. In dieser Lage treten sie transversal im Verhältniss zum Primansprösschen (median im Verhältniss zur Zapfenachse), gestellt, in das Integument ein, in welchem sie sich bis zum Scheitel des Eichens verfolgen lassen. Da hier, wohl wegen des Mangels des Arillus, das Integument eine sehr starke Entwicklung erfährt, so sind auch die beiden Bündel innerhalb desselben wohl ausgebildet, so dass über die Stellung der respectiven Theile der Bündel, namentlich in etwas älteren Samenanlagen ein Zweifel nicht obwalten kann. (Vergl. Taf. IX, Fig. 7—10).

Für Van Tieghem sind die kleinen zweiblüthigen Inflorescenzen, das einzige Blatt eines sonst nicht zur Entwicklung kommenden Zweiges, ein Blatt mit kurzem Stiele, dessen Spreite auf die beiden Eichen reducirt ist. Dem entsprechend heisst es, vom Gefässbündelverlauf nur, dass die beiden oberen Bündel, ihre Tracheen dem Deckblattbündel zukehrend, jedes direct in je ein Ovulum treten. Van Tieghem möchte in solcher Weise diese kleinen Inflorescenzen an die Fruchtschuppen der Abietineen anschliessen, ebenso wie er durch die Angabe, dass auch bei *Taxus* und *Torreya* die Eichen das erste Blatt eines neuen Sprösschens repräsentiren, deren Annäherung an *Cephalotaxus* versucht. Wir finden, dass Gefässbündelverlauf und Entwicklungsgeschichte gleichmässig die terminale Stellung der Eichen von *Torreya* und *Taxus* an den secundanen Sprösschen verlangen und die hier vertretene Deutung der eichentragenden Achsel-

produkte, der auch sonst *Taxus* so nahe stehenden *Cephalotaxus*, ergibt sich somit von selbst.

Wie ich das schon früher beschrieben habe, wird meist nur je ein Same an dem Zäpfchen von *Cephalotaxus* gereift. Bei seiner Grössenzunahme stört er die regelmässige Disposition der decussirten Schuppenpaare an demselben. Um den reifenden Samen bildet das anschwellende Deckblatt und das Rudiment des Primansprosses eine Art Pseudo-Cupula.

Die Blütenstände von *Ginkgo biloba* stehen in den Achseln der Niederblätter, theilweise der Laubblätter, gleich alter Triebe. Vorwiegend sind sie zweiblüthig und sind dann von den kleinen zweiblüthigen Inflorescenzen an dem Zapfen von *Cephalotaxus* nur dadurch unterschieden, dass sie von einem langen Internodium getragen werden. Doch lässt sich wohl auch der Vergleich dieser Inflorescenzen mit dem ganzen Zapfen von *Cephalotaxus* durchführen, wo dann beiden das untere, nackte Internodium gemeinsam wäre. In der That finden wir die Inflorescenz von *Ginkgo* häufig mehr denn zwei Blüten tragend, und wenn diese auch im fertigen Zustande meist eine ganz unregelmässige Vertheilung zeigen, so ist doch an jüngeren Zuständen zu constatiren, dass die auf das erste Paar folgenden Blüten alternirend mit demselben angelegt werden. Gewöhnlich kommt aber nur die innere Blüthe des oberen Paares zur Entwicklung ((p. 13)), sehr selten beide. Einen interessanten Fall habe ich beobachtet, wo ein Blütenstand zwei langgestielte, klein gebliebene, tiefer inserirte transversale, und zwei mit ersteren alternirende, ebenfalls langgestielte, grössere Blüten trug. Zwischen dem oberen Blütenpaar war das abgestorbene Rhachis-Ende in deutlicher Entwicklung vorzufinden, ausserdem noch ein kleiner Höcker über der Insertionsstelle der rechten Blüthe (Taf. IX, Fig. 11). Anderweitige weniger interessante Vorkommnisse will ich hier unberührt lassen ((p. 13)).

Die Inflorescenzachsen werden bis auf die Blütenanlagen im Herbste angelegt, die Blüten aber erst im Frühjahr, wenn

die Knospen schwellen ((p 13. 14)). Das Integument tritt als dicker, fleischiger Wall in die Erscheinung; es sitzt einer schon im vergangenen Herbst angelegten, seitlichen Anschwellung auf. Wie ich auf Grund wiederholter Beobachtungen bestätigen kann, ist der Mund des Integuments deutlich zweilippig und die Lippen meist median im Verhältniss zur Inflorescenzachse gestellt. Doch bin ich kaum mehr geneigt, dieser Erscheinung die frühere Bedeutung beizulegen und halte daher auch die Anschwellung, die sich manschettenförmig um die Basis des Eichens ausbildet, nicht mehr für das Rudiment eines ersten transversalen Blattpaares am Secundansprösschen, sondern eher für die Andeutung eines Arillus, oder weil doch auch bei *Cephalotaxus* der ächte Arillus fehlt, auch hier nur für eine Art Pseudo-Arillus die Andeutung einer, durch die Anschwellung der Achse im Umkreis des Eichens gebildeten Cupula.

Erst nach vollendeter Anlage der Blüthen verlängert sich das basale Stück der Inflorescenzachse stielartig und hebt die Blüthen aus der Knospe empor.

Zwei Bündel treten bei *Ginkgo* aus der Achse ins Deckblatt; zwei andere, diesen die Tracheen zukehrende, werden auch für das Achselproduct abgegeben. In letzterem halten sie sich etwas mehr an der Innenseite, gemäss ihrer Stellung bei der Emission. Aehnlich haben wir auch die Stellung der Bündel bei *Cephalotaxus* im Augenblicke ihres Eintritts in die Rhachis gefunden, dort wird aber die Stellung, gemäss der eintretenden Gliederung, rasch aufgegeben, während sie sich bei *Ginkgo* wegen mangelnder Gliederung länger erhält. Dies gilt übrigens auch nur für diejenigen Inflorescenzachsen, die im Ganzen zwei Blüthen tragen, dreiblüthige Inflorescenzen zeigen schon gleichmässigere Vertheilung der Bündel im Umkreis des Stieles, indem sich zu den beiden genannten Bündeln ein drittes, median-inneres, gesellt (Taf. IX, Fig. 12 aaa); die vierblüthige Inflorescenz mit langgestielten Blüthen, der ich vorhin erwähnte, führte entsprechend vier Bündel in der Stielbasis und zwar in völlig regel-

mässiger, concentrischer Vertheilung (Taf. IX, Fig. 12 aaaa). Der Inflorescenzstiel, der bei zweiblühigen Inflorescenzen in medianer Richtung abgeflacht erscheint, zeigte in letzteren Fällen fast kreisrunden Querschnitt. Meist verdoppeln sich die Blütenbündel während ihres Verlaufes durch die Rhachis, namentlich wenn sie nur in Zweizahl vorhanden waren (Taf. IX, Fig. 12 a, b, c). Unter die Insertionsstelle der Blüten gelangt, sieht man jedes einfache, oder bereits verdoppelte Bündel sich hufeisenförmig krümmen (Fig. 12 a) oder seine beiden Arme ähnlich stellen (Fig. 12 d), und nun von den Enden dieser beiden Arme aus weiter vorgreifend (Fig. 12 e) endlich zu einem fast vollständigen Kreise zusammenschliessen. Dieses Anwachsen der Bündel von ihren Rändern aus erfolgt übrigens nur durch Vermittelung von Schraubenzellen (Fig. 12, d, e, f), und in einen Kreis solcher löst sich weiter das ganze Bündel auf (Taf. IX, Fig. 12 cc), um schliesslich in einem Neste von Schraubenzellen zu erlöschen (Taf. IX, Fig. 12 g).

Van Tieghem fasst, seiner sonstigen Deutung gemäss, die Inflorescenz von Ginkgo, als erstes und einziges Blatt einer sonst nicht zur Entwicklung kommenden Achselknospe auf. Das Blatt soll, wie sonst die Ginkgo-Blätter, langgestielt sein, und jedes Eichen einem Abschnitt der Spreite entsprechen. „Wie man nun, sagt Van Tieghem, bei Ginkgo 3, 4, 5, selbst 6fach gelappte Blätter findet, so giebt es Blattstiele, die eine entsprechende Zahl Eichen tragen. Das Gefässbündelsystem in den Eichen, wie in den Stielen, soll eine einzige Symmetrieebene besitzen, wornach Blattorgane zu erkennen sind. Wollte man hier wirklich dieses Van Tieghem'sche Kriterium für die Unterscheidung von Stamm- und Blatt-Organen zur Anwendung bringen, so würde ein Theil der von uns untersuchten Inflorescenzachsen für Blattstiele, ein anderer für Stammorgane gelten müssen; denn wir fanden bei den zweiblühigen Inflorescenzen die beiden Gefässbündel meist in einer Ebene, in den drei- und vierblühigen Inflorescenzen aber um einen Mittelpunkt angeordnet.

Meiner Deutung nach ist somit das die Ovula tragende Gebilde bei Ginkgo ein kleiner Spross, der Stiel desselben die Inflorescenzachse, die Eichen terminale Bildungen, in Vertretung secundaner Sprösschen. Diese Deutung scheint mir durch den Vergleich mit *Cephalotaxus*, sowie die Deutung des letzteren durch den weiteren Vergleich mit *Torreya* und *Taxus* geboten.

3. PODOCARPEAE.

Bei *Phyllocladus* stehen die Blüten einzeln in den Achseln kleiner, alternirender, kahnförmiger, später fleischiger Schuppen, zu kleinen Zapfen vereinigt. Die Blüten sind auf das Eichen reducirt, welches unmittelbar das blattlose Primansprösschen abschliesst und auf älteren Zuständen bis zur halben Höhe von einem becherförmigen, häutigen und weissen, am Rande fein gezähnten Arillus umgeben.

Nach Baillon soll an jungen Eichen der Mund deutlich zweilippig sein,

Das Blattbündel geht aus der Rhachis in die Deckschuppe, die beiden Achselknospenbündel treten in die Eichenbasis, kehren sich hier die Tracheen zu und lösen sich unter dem Nucellus in Schraubenzellen auf.

Dacrydium Franklini zeigt die Blüten in den Achseln kahnförmiger Deckblätter, zu einer gipfelständigen Aehre vereinigt. Das Eichen ist bis auf die Mitte des Deckblattes hinaufgerückt. Das Primansprösschen, das direct mit dem Eichen abschliesst, ist mit dem Deckblatte verwachsen und als mediane Anschwellung desselben zu erkennen. Das Eichen erhält einen am Rande gezähnten Arillus, der in der Entwicklung seiner Aussenseite bedeutend gefördert und sogar dort spornartig angeschwollen ist, hingegen kaum an der Innenseite mit den Rändern zusammenschliesst.

Ein Gefässbündel wandert auch hier in das Deckblatt, zwei, dem ersteren und einander die Tracheen zukehrend, in das Achselproduct, wo sie den, mit dem Deckblatt verwachsenen

Theil des Primansprösschens durchlaufen und in das Eichen ein tretend unter dem Nucellus desselben sich in Schraubenzellen auflösen.

Bei *Podocarpus*-Arten hat die bereits bei *Dacridium* vorhandene Bevorzugung des Wachstums auf der Aussenseite der Blüthe, bis zur völligen Umkehrung derselben geführt. Bei *Podocarpus chinensis* stehen die ein- bis zweiblüthigen Inflorescenzen in den Achseln der Laubblätter an den jüngsten, gleichzeitig zur Entfaltung kommenden Trieben. Die Inflorescenz ist an der Basis verschmälert, schwillt weiter oben zu dem sogenannten Receptaculum an ((p. 19)). An dieser Stelle stehen zwei pfriemenförmige, transversale Blättchen ((Taf. II. Fig. 35)), mit diesen kreuzt sich ein zweites, medianes Paar, mit sehr stark entwickeltem, mit der Inflorescenzachse verwachsenen Blatrkissen und nur schwach entwickeltem freien Ende. Endlich folgt noch ein transversales Paar, welches ähnlich wie das zweite, doch viel schwächer entwickelt ist und über welchem der Vegetationskegel des Primansprösschens abstirbt. Nur das mediane Paar ist fertil, meist nur das eine, dann emporgerückte Blatt desselben. Das Secundansprösschen erscheint nach der Inflorescenzachse zu umgeschlagen und endet hier mit dem terminalen Eichen, welches an der einen Seite mit der Tragachse verwachsen, von der anderen Seite fast völlig von dem Arillus umschlossen wird. Der radiale Längsschnitt durch das Eichen und den Secundanspross gleicht durchaus demjenigen durch ein anatropes, angiospermes Eichen ((Taf. II, Fig. 47)).

Die Entwicklungsgeschichte zeigt das Secundansprösschen zunächst als abgeflachte Erhebung in der Achsel des Deckblattes. Bald wird eine Bevorzugung des Wachstums der Aussenseite merklich, der Scheitel der Anlage wird nach innen verschoben und nun eine kreisförmig umschriebene Erhöhung: der Nucellus an diesem Scheitel sichtbar. Um den Nucellus erhebt sich gleichzeitig ein kreisförmiger Wall: das Integument. Die ganze Anlage wird bei fortschreitender Entwicklung immer anatroper-

Auf den Integumentwall folgt rasch die hufeisenförmige Erhebung des Arillus; beide schliessen alsbald über dem Nucellus zusammen, worauf sie noch eine bedeutende Streckung an ihrer gemeinsamen Insertionsstelle erfahren. Bei *Podocarpus chinensis* fand ich den Integumentrand eben, bei *Podocarpus dacridioides* zweilippig. Kaum schaut im ersten Falle der Integumentrand aus dem Arillus hervor. — Die äussere Hülle habe ich als Arillus bezeichnet, da sie doch jedenfalls dem Arillus anderer Taxeen entspricht, von meinem jetzigen Standpunkte aus könnte ich sie auch äusseres Integument nennen; ein wesentlicher Unterschied ist zwischen beiden Bildungen nicht vorhanden und auch bei *Torreya* sahen wir den Arillus sehr bald, wenn auch nicht so unmittelbar wie hier, der Ausbildung, resp. der Anlage des Integuments folgen ((Vergl. die Figuren Taf. II, Fig. 38—49)).

Ueber den Gefässbündelverlauf habe ich hier noch, gegenüber meinen früheren Mittheilungen, ergänzende, zum Theil berichtigende Angaben zu machen. Am Primansprösschen werden die decussirten Blattpaare in gewohnter Weise versorgt. Dem fertilen Deckblattbündel folgen zwei Achselknospenbündel, demselben ihre Tracheen zukehrend. In das Achselproduct getreten, vereinigen sie sich alsbald meist zu einem einzigen Bündel (Taf. IX, Fig. 13a). Weiter hinauf zerfällt dieses aber wieder in drei in einer Ebene nebeneinander stehende Aeste, Fig. 13 b und c. Oben biegen diese drei Bündeläste um, und zwar entweder alle drei gleichzeitig (Taf. IX, Fig. 13 f), oder auch das mittlere später als die beiden seitlichen. Dann spaltet sich der mittlere Ast in zwei oder drei Zweige, manchmal auch verdoppelt sich einer der seitlichen und die so vermehrten Bündel (meist vier oder fünf) laufen nun abwärts, halbkreisförmig bis hufeisenförmig die Eichenbasis umfassend (Taf. IX, Fig. 13 d, c, b). Sie halten sich an der Grenze des Ovular- und Arillus-Gewebes, in ähnlicher Vertheilung wie bei *Torreya*, einer Vertheilung, welcher jedenfalls hier wie dort, durch die bedeutende Streckung des Ovulargrundes bei Anlage des Arillus veranlasst wurde.

Die Bündel erschöpfen sich in dünnwandigen Elementen im Umkreis der Nucellar-Basis, wo diese sich nämlich auf der Aussen-seite zu befreien beginnt. Da bei dem Umbiegen der Bündel im oberen Ende der Anlage eine Drehung der Bündel nicht erfolgt, so stehen sie auch um das Eichen mit nach aussen gekehrten Tracheen und nach innen gekehrtem Baste, was ich früher nicht bemerkt und was in meinen Zeichnungen ((Taf. II, Fig. 48)) gegentheilig angegeben wurde.

Ich deute, wie schon oben bemerkt, den an seinem oberen Ende umgebogenen Stiel, der das Eichen trägt, als Achsenorgan, als Achse des Secundansprösschens, der ein terminales Eichen aufsitzt. Hierdurch würde dieses Gebilde sich trotz so grosser Aehnlichkeit mit einem anatropen Eichen immer noch von demselben unterscheiden, da der Stiel des letzteren, der Funiculus, integrierender Theil des Eichens selbst ist. — Van Tieghem giebt an, bei *Dacridium*, *Phyllocladus*, *Podocarpus*¹⁾ hätten wir es immer mit den in Eichen metamorphosirten, ersten und einzigen Blättern von Achsel sprossen zu thun, Blättern, welche entweder gerade bleiben oder sich nach der Rückenseite umschlagen, entweder frei sind, oder mehr oder weniger mit ihrem Tragblatt verwachsen.

II. ARAUCARIACEAE.

1. CUPRESSINEAE.

Sind alle ausgezeichnet: durch die zwei- bis mehrgliedrig quirlige Stellung der Schuppen, die Alternation der Quirle, die verhältnissmässig geringe Zahl derselben in einem Zapfen, die völlige Verschmelzung von Achselproduct und Deckblatt in der Fruchtschuppe, die mehr oder weniger vollständige Verwachsung der Schuppen untereinander, endlich durch die aufrechten, achselständigen Blüten ((p. 25)).

¹⁾ l. c. p. 279.

Bei *Biota orientalis* wird der Zapfen von drei decussirten Fruchtschuppenpaaren gebildet, die meist auf ein besonders markirtes Vorblattpaar folgen. Die Fruchtschuppen sind in älteren Zapfen verkehrt eiförmig, oben in einen langen, walzenförmigen, zugespitzten und nach aussen umgebogenen Fortsatz verlängert, an den Innenrändern und vornehmlich am oberen Rande, wulstig aufgetrieben und durch Ineinanderwachsen der gegenüberliegenden Oberhautzellen fest untereinander verbunden. Nur die unteren beiden Fruchtschuppenpaare sind fertil, das unterste trägt normaler Weise je zwei, das mittlere je eine Blüthe. Das oberste Fruchtschuppenpaar ist steril.

Die Blüthen sind deutlich an der Basis der Schuppen und nicht an der Rhachis inserirt und bestehen, in dieser und den folgenden Gruppen, stets nur aus dem Nucellus und einem einfachen Integument. Sie werden in der Achsel der Deckblätter, Anfang September des einen Jahres angelegt, um im nächsten Frühjahr zur Entwicklung zu kommen. Die Zäpfchen nehmen die Enden gleichjähriger kurzer Seitenzweige ein. Die Deckblätter haben zur Zeit der Blüthenanlage ihre fast volle Entwicklung erreicht. Die Blüthen treten an einer schwachen, achselständigen Anschwellung auf. Das Integument erhebt sich um den Nucellus bei *Biota orientalis* als gleichmässig hoher Wall, bei *Thuja occidentalis* hingegen mit deutlich zweilippigem Rande. Die beiden Lippen sind aber, ob zwei oder nur eine Blüthe in der Achsel des Deckblattes stehen, stets transversal gerichtet.

In den Achseln der unteren Deckblätter, wo je zwei Blüthen stehen, ist ein Höcker zwischen denselben, wohl als Vegetationskegel des Achselproducts, sichtbar. In den Achseln des nächst höheren Paares nimmt die einzige Blüthe die mittlere Stellung ein. Wenn das Integument über dem Nucellus zusammenschliesst, ist die Entwicklung für den laufenden Herbst vollendet. Im kommenden Frühjahr fangen die Deckschuppen, sammt der axillaren Anschwellung, dicht über der Insertion der Blüthen zu

wachsen an. Das ist der Anfang des doppelt zusammengesetzten Theiles der Fruchtschuppe. Die axillare Anschwellung erhebt sich als bräunlicher Wall, der mit ihr verbundene Theil der Deckblattbasis streckt sich in die Länge, die ursprüngliche Lamina des Deckblattes wird durch beide emporgehoben. Auch das oberste sterile Schuppenpaar am Zapfen zeigt das nämliche Wachsthum; sind hier auch Blüthen nicht angelegt worden, so ist doch das Achselproduct, das die Blüthen sonst trägt, wenn auch schwächer entwickelt, vorhanden und wächst mit der Deckschuppenbasis gemeinsam zu dem unteren Theile der Fruchtschuppe aus.

Die Deckschuppe erhält ein gewöhnliches Blattbündel aus dem Gefässbündelkreis der Rhachis, das Achselproduct erhält dieselben zwei Bündel, die jeder vegetativen Achselknospe zukommen. Diese Bündel entspringen höher als das Deckschuppenbündel dem Gefässbündelkreis der Rhachis, sie werden erst ausgebildet, wenn das Achselproduct zur Fruchtschuppe auszuwachsen beginnt. Die Richtung beibehaltend, die sie in der Rhachis hatten, kehren sie dem Deckschuppenbündel die Tracheen zu. Der Querschnitt der ausgewachsenen Fruchtschuppe zeigt somit ein äusseres Bündel mit nach innen gekehrten Tracheen, das bis in die freie Deckschuppenspitze ausläuft und bis zuletzt einfach bleibt, und ein inneres Bündelsystem mit nach aussen gekehrten Tracheen, das durch fortgesetzte laterale Zweitheilung die Zahl seiner Elemente bis auf acht etwa vermehrt hat und dessen Glieder in dem oberen Rande der inneren Anschwellung der Fruchtschuppen enden. Das sterile oberste Schuppenpaar am Zapfen besitzt dasselbe doppelte Gefässbündel, ein Verhalten, das in seiner Zusammensetzung aus Blatt und Achselproduct motivirt ist. Die Vorblattpaare an der Basis des Zapfens, wenn auch etwas angeschwollen, besitzen aber doch nur einfache Blattbündel. Ueber dem obersten, sterilen Schuppenpaare endet die Rhachis als gefässbündelloser Höcker. Die Blüthen erhalten keine besonderen Bündel, nur bemerkt man an den beiden

Achselknospenbündeln, welche noch vor jeder Theilung unter den Blüthen laufen, an jenen Stellen eine geringe Gefässwucherung. Van Tieghem¹⁾ hat den Gefässbündelverlauf in den Fruchtschuppen der *Biota* im wesentlichen ebenso, wie ich hier eben, geschildert, nur giebt er an, dass sich auch das Deckschuppenbündel theilt, was ich nie beobachten konnte.

Die Zäpfchen von *Juniperus communis* werden von drei in gleicher Höhe inserirten Fruchtschuppen gebildet. Diese Schuppen sind von Anfang an seitlich vereint, bis auf die freien Spitzen, welche erst später verschmelzen, die drei Nähte am Scheitel der „Scheinbeere“ zurücklassend. Die drei Blüthen alterniren mit den Fruchtschuppen, stehen übrigens wie bei *Biota* auf denselben. Die Alternation wird nur dadurch erzeugt, dass auf jeder Fruchtschuppe einseitig die Blüthe erzeugt wird.

Die Fruchtschuppen werden in derselben Weise wie bei *Biota* mit einem doppelten Gefässbündel versorgt, nur dass hier auch das äussere Bündel sich in fünf bis sieben Zweige spaltet ((p. 33)). Die Entwicklung des axillaren Theiles ist hier relativ sehr schwach.

Cupressus funebris besitzt drei bis vier, auf älteren Zuständen schildförmig geformte Fruchtschuppenpaare im Zapfen. Von aussen betrachtet, erscheint jede Fruchtschuppe viereckig, wulstig umrandet und trägt die Deckblattspitze als kurzen Vorsprung in der Mitte. An der Innenseite läuft die Schildfläche in einen kurzen Stiel aus, der auf seiner Oberseite zahlreiche Blüthen trägt.

Entwicklungsgeschichtlich konnte ich bei *Cupressus sempervirens* feststellen, dass von den zahlreichen Eichen das oberste, mittlere, zuerst auftritt, dann die beiden seitlichen, so dass man drei in einer Linie inserirte Blüthen vor sich hat. Die axile Anschwellung, auf der sie stehen, nimmt einseitig nach aussen zu und in dem Masse treten neue Blüthen auf, stets in den

¹⁾ l. c. p. 297. Taf. XIV Fig. 31—45 bis.

Lücken zwischen den vorhandenen; auf die drei ersten folgen meist vier, dann fünf u. s. w., in immer weiter werdenden Bögen. Der zweilippige Rand der Integumente ist meist an den Eichen nachzuweisen, die Lippen erscheinen aber an sämtlichen Eichen rechts und links orientirt. Die Bündel des Achselproductes sind zur Blüthezeit kaum angedeutet, während das Deckblattbündel schon fertig gebildet ist; es kommen, wie anderswo so auch hier, die Achselbündel erst später zur Entwicklung ((p. 38)).

Der Gefässbündelverlauf ist wie bei *Biota*; das Deckblattbündel spaltet sich aber wie bei *Juniperus*, und zwar in noch zahlreichere Zweige. Dabei fassen die seitlichen Zweige des inneren Bündelsystems um die äusseren und umschliessen sie theilweise ((p. 36)).

Chamaecyparis pisifera ((p. 40)) führe ich hier noch an, weil das bei *Cupressus* bereits gegebene Verhältniss zwischen Deckblatt und Achselproduct hier in ganz extremer Form uns entgegentritt und — wenigstens dem Gefässbündelverlauf nach zu urtheilen — das Deckblatt von dem Achselproduct fast völlig umschlossen erscheint. Die mittleren, vollständig entwickelten Schuppen des Zapfens sind schildförmig, sechseckig, die Ränder auswärts gebogen, die Mitte des Schildes etwas vertieft und mit einem ganz kleinen Nabel versehen. Das Deckblattbündel bleibt in der Schuppe einfach, die Achselbündel spalten sich und greifen sofort mit ihren Seitenzweigen um das Deckblattbündel. Das Deckblattbündel kommt auf diese Weise schliesslich in die Mitte eines vollständigen Kreises von Achselbündeln zu liegen.

Van Tieghem schildert den Gefässbündelverlauf bei *Biota orientalis*, *Cupressus funebris* und *Callitris quadrivalvis*; überall kommt er auf Grund derselben zu der Ueberzeugung, dass die Zapfenschuppe aus dem Deckblatt und dem ersten ihm zugekehrten und mit ihm verwachsenen Blatte einer Achselknospe gebildet sei. Die Blattnatur der Fruchtschuppe wird überall aus dem im Verhältniss zu einer Ebene orientirten Gefässbündelsystem erschlossen. Wie wenig diesen Anforderungen aber der

Gefässbündelverlauf in den Zapfenschuppen von *Cupressus* und *Chamaecyparis* entspricht, haben wir gesehen.

2. TAXODINEAE.

Von den Cupressineen sind die Taxodineen hauptsächlich durch die vollkommenere Zapfenbildung und die spiralige Insertion der Zapfenschuppen verschieden.

Bei *Cryptomeria japonica* fällt bei jeder älteren Zapfenschuppe die Zusammensetzung aus einem inneren und einem äusseren Theile sofort auf. Der innere Theil ragt über den äusseren hervor und endet in vier bis sechs aufrechten Zähnen, der äussere schliesst mit einer einzigen nach aussen umgebogenen Spitze ab ((p. 42)). An der Basis des inneren Theiles stehen drei bis vier aufrechte, schwach geflügelte Eichen, von denen die beiden seitlichen vor das mittlere greifen.

Die Eichen entstehen auf einer schwachen axillaren Anschwellung in der Achsel des Deckblattes, sie bleiben längere Zeit deutlich zweilippig, die Lippen sind bei allen Blüthen transversal gestellt. Werden nur zwei Eichen angelegt, so ist, wie bei *Thuja*, ein mittlerer Höcker zwischen demselben zu bemerken. Erst wenn die Blüthenbildung vollendet ist, wird durch basales Wachstum des Deckblattes und des Achselproductes über der Insertionsstelle der Eichen der doppelte Theil der Fruchtschuppe angelegt, wobei hier aber der obere Rand des Achselproducts sofort in freie Zipfel (meist drei) auswächst.

Das Gefässbündel des Achselproducts wird erst bei dessen Auswachsen, nach Anlage der Büthen, sichtbar. Das Deckblattbündel, mit nach innen gekehrten Tracheen, bleibt einfach, die beiden Achselknospenbündel, mit nach aussen gekehrten Tracheen vermehren sich zunächst durch Theilung des einen derselben auf drei, oder durch nochmalige Theilung des dritten Bündels auf vier, je nachdem drei oder vier Ovula vorhanden, und geben, unter letzteren laufend, einige Schraubenzellgruppen nach innen ab. Ueber der Anheftungsstelle der Ovula theilen sich die

Bündel weiter und ihre seitlichen Zweige kommen auch hier schliesslich mit nach innen gekehrten Tracheen in einer Ebene mit dem Deckblattbündel zu liegen. Das Gewebe des Deckblattes wird somit, der Gefässbündelvertheilung nach zu urtheilen, von dem Gewebe der Fruchtschuppe umfasst ((p. 43)). Die sterilen Zapfenschuppen führen entweder nur das eine Deckblattbündel, wenn sie nur vom Deckblatt gebildet werden, oder auch die Achselknospenbündel, wenn sich auch das Achselproduct an ihrer Bildung theiligt, doch meist nur drei solche Bündel in ihrem ganzen Verlauf. Van Tieghem giebt an, dass sich bei *Cryptomeria* auch das Deckblattbündel theilt; er hat eben zu demselben auch die neben ihm liegenden von den Fruchtschuppenbündeln stammenden Zweige gerechnet¹⁾. Er deutet die Zapfenschuppe hier ebenso wie bei Cupressineen.

3. SEQUOIEAE.

Von der vorausgegangenen Tribus durch die auf die Fruchtschuppe hinaufgerückten und wenigstens auf älteren Zuständen stets umgekehrten Blüten unterschieden.

Bei *Sequoia sempervirens* sind die älteren Zapfenschuppen von aussen betrachtet schildförmig, rhombisch mit angeschwollenem Rande und einem kurzen, spitzen Vorsprung etwas über der Mitte. Nach innen sieht man den Schild sich plötzlich in einen dünnen Stiel verschmälern. Die fünf bis acht beiderseits geflügelten und übereinandergreifenden Blüten sind oben und zu den beiden Seiten am Stiele befestigt, sie liegen ihm ihrer ganzen Länge nach an und kehren ihre Mikropylen fast senkrecht gegen die Rhachis.

An jungen Zapfen ist die Zapfenschuppe nur durch ein einfaches breit auslaufendes Deckblatt vertreten. Bald zeigt sich jenes aber an der Basis knieförmig gebogen und angeschwollen, gleichzeitig hat die Anlage der axillaren Fruchtschuppen und die

¹⁾ l. c. p. 298.

Blütenbildung begonnen. Die Ovula stehen zunächst aufrecht, in der basalen Einsenkung der Zapfenschuppe und sind so noch zur Bestäubungszeit zu finden. Durch fortgesetztes Wachsthum der Zapfenschuppe, unterhalb der Blüteninsertion werden sie erst später umgelegt. Wir haben es hier mit einer Mittelform zwischen den rein aufrechten und rein umgekehrten Blüten zu thun.

Das Deckblattbündel bleibt bei *Sequoia* nicht einfach, es spaltet sich zunächst in drei, dann die beiden seitlichen in weitere Aeste. Das mittlere dieser Bündel endet in der kurzen Spitze in der Mitte des Schildes, die anderen zu den Seiten desselben. Auch die beiden Achselbündel theilen sich in eine grössere Zahl seitlicher Zweige, welche, wenn sie unter einem Ovulum laufen, schwache Zweige gegen dasselbe entsenden. Die sterilen Schuppen am Zapfen führen nur das untere Bündelsystem. Van Tieghem's Angaben stimmen hier mit den meinigen überein ¹⁾).

4. SCIADOPITYEAE.

Sciadopitys verticillata schliesst sich einerseits den Sequoien an, durch die umgekehrten, in Mehrzahl (meist sieben) vorhandenen, mit den Rändern übereinandergreifenden, völlig freien, beiderseits geflügelten Blüten, durch das Gefässbündelsystem und durch die fast vollständige Verwachsung von Deckblatt und Fruchtschuppe, andererseits den Abietineen, durch den ganzen Habitus ihres Zapfens.

Die Fruchtschuppe von *Sciadopitys* gleicht in ihrer äusseren Gestaltung durchaus den Fruchtschuppen der Abietineen, doch ist sie mit dem Deckblatt verwachsen, dessen oberer Rand sich frei als dicker Wulst, in drei Viertel Höhe von der Fruchtschuppe befreit.

Das Deckblattbündel endet, einfach bleibend, in der Spitze

¹⁾ l. c. p. 295.

des Deckblattes. Die beiden Achselbündel, ihre Tracheen nach aussen kehrend, vermehren sich durch fortgesetzte Theilung und laufen bis in den oberen Rand der Fruchtschuppe. Etwa in drei Viertel Höhe werden von diesen Bündeln schwache Seitenzweige nach innen unter die Basis der hier inserirten Blüten abgegeben.

5. ABIETINEAE.

Der Zapfen der Abietineen hat denselben Habitus wie derjenige der Sciadopitys aufzuweisen, seine Fruchtschuppen sind aber fast vollständig vom Deckblatt unabhängig, seine Blüten stets in Zweizahl vorhanden und an der Innenseite grösstentheils mit der Fruchtschuppe verschmolzen.

Der zum Blühen für das nächste Frühjahr bestimmte Zapfen von *Pinus Pumilio* wird bereits im vorausgehenden Herbst angelegt ((p. 50)). Der Trieb beginnt mit sterilen, grossen Niederblättern, etwa 22 an der Zahl, die nach zwei Fünftel gestellt sind. Ueber ihnen schwillt das Achsenende bedeutend an zu einem ovalen Körper, der in seinem oberen Theile bis zum nächsten Frühjahr grösstentheils nackend bleibt, von der Basis an aber langsam die fertilen Schuppen als kleine runde Höcker, meist nach fünf Dreizehntel Stellung, zu bilden beginnt ((Taf. V, Fig. 1 und 2)). Im nächsten Frühjahr streckt sich die Anlage und es treten in den Achseln der Deckblätter die Fruchtschuppen auf. Sie erscheinen alsbald ein wenig auf die Deckblätter hinaufgerückt, doch nicht mehr als etwa andere Achselproducte, z. B. die Anlage des Zapfens oder der Kurztriebe, bei derselben Pflanze. Die Fruchtschuppe hat zunächst das Aussehen eines abgeflachten, queren Wulstes; an diesem wird bald eine mittlere Erhöhung sichtbar ((Fig. 6)), die später zu dem Stiele auswächst. Beiderseits von dieser Erhöhung schwellen die Kanten des Wulstes unbedeutend an und es entstehen auf denselben die Ovula. Sie zeigen sich als schwache Höcker, die alsbald von je einem deutlichen zweilippigen Wall umgeben werden

((Fig. 8, 10)). Die Lippen kommen rechts und links und zwar die randständige tiefer, die mittelständigen höher an dem Wulste zu stehen. Die Fruchtschuppe wächst nun vornehmlich weiter an ihrem oberen und äusseren freien Rande, so dass der Kiel auf der Innenfläche der Fruchtschuppe zu stehen kommt ((Fig. 10, 11)); zum Theil trifft aber das Wachsthum auch noch die Regionen der Eicheninsertion, weshalb denn diese schon während ihrer Entwicklung vollständig umgelegt werden und zum Theil mit der Fruchtschuppe verwachsen ((Fig. 11)). Die Lippen des Integumentrandes, frei auswachsend, führen bei *Pinus Pumilio* zur Bildung zweier langer Fortsätze ((Fig. 11, 12)). Bei fortgesetztem gemeinsamen Wachsthum der Fruchtschuppen und Eichen kommt deren Insertionsstelle auf späteren Zuständen in zwei Drittel Höhe auf der Fruchtschuppe zu stehen. — Im Wesentlichen ebenso wie bei *Pinus Pumilio* fand ich die Entwicklung bei *Larix europaea*, nur dass ein mittlerer Vorsprung am axillaren Wulst hier nur schwach markirt wird. Die Anlage des Integuments ist ebenfalls zweilippig, doch sind beide Lippen zunächst fast in gleicher Höhe, dann die randständige sogar höher als die innenständige inserirt; die innenständige ist es, die hier allein zu einem starken, freien Lappen anwächst¹⁾. Sehr schön ist bei *Larix* die Bildung der oberhalb der Blüthen gelegenen Fruchtschuppentheile aus der äusseren Kante der Anlage zu verfolgen. — Deckblatt und Fruchtschuppe bleiben bei *Picea vulgaris* bis an die Basis frei, bei *Pinus Pumilio* sind sie an der Basis zu einem kurzen, gemeinschaftlichen Stiel vereinigt; dieser Stiel wird verhältnissmässig am stärksten bei *Abies pectinata* ausgebildet.

Das Deckblatt erhält bei *Pinus Pumilio* ein Blattbündel aus der Rhachis, das Achselproduct die zwei, auch sonst für Achselknospen bestimmte Bündel. Eines der letzteren spaltet sich bei *Pinus Pumilio* schon in der Rhachis, so dass somit drei Bündel,

¹⁾ Vergl. auch Baillon *Adansonia* V. 1864. Taf. I.

ein medianes und zwei seitliche, mit nach aussen gekehrten Tracheen in die Fruchtschuppe treten. Bei *Picea vulgaris* unterbleibt die Spaltung, so dass die Fruchtschuppe nur zwei Bündel aus der Rhachis erhält. Das Deckblattbündel bleibt in allen Fällen einfach, von den drei Bündeln in der Fruchtschuppe von *Pinus Pumilio* verzweigen sich vornehmlich die beiden seitlichen, so dass die Zahl der Bündel bis etwa auf neun steigt. Ebenso zerfallen die beiden Bündel der Fruchtschuppe von *Picea* in zahlreiche Zweige. Die unter der Insertionsstelle der beiden Eichen laufenden Bündelzweige versorgen dieselben mit einem meist aus Schraubenzellen bestehenden Zweige, der an der Blütenbasis erlischt. Van Tieghem folgert aus diesem Gefässbündelverlauf, dass die Fruchtschuppe ein einziges und erstes Blatt eines Achselproductes sei: ein Fruchtblatt, das die Eichen auf seinem Rücken trage.

Die Flügel an den Samen der Abietineen, das sei hier noch im Anhang bemerkt, sind keine besonderen morphologischen Gebilde, vielmehr Differenzirungen der Oberfläche der Fruchtschuppe. Sie bestehen aus der Epidermis und zwei bis drei darunter gelegenen stark verdickten Zellschichten. Unterschiede in der Verdickung dieser und der nachfolgenden, dünnwandigen Elemente bewirken das Ablösen der Flügel. Diese Unterschiede in der Verdickung hören scharf an der Grenze der Flügel auf, hier reicht das unter der Fruchtschuppe gelegene Gewebe bis an die Epidermis heran.

6. ARAUCARIEAE.

Die Betheiligung der Deckblätter am Aufbau der Zapfenschuppen ist bei Araucarieen ebenso auffällig, wie bei Cupressineen. Der obere Theil der fertilen Zapfenschuppe zeigt oft durchaus den Habitus der sterilen Vorblätter des Zapfens, letztere erscheinen gleichsam emporgehoben an dem die Eichen tragenden Stücke.

Die Zapfenschuppe der *Cunninghamia sinensis* ist verhält-

nissmässig flach, nur an der Basis, wo sie knieförmig umgebogen ist, etwas stärker, dort auch bedeutend breiter, am Scheitel unmittelbar in eine kurze Spitze auslaufend. Das Achselproduct, das mit dem Deckblatt zusammen die Zapfenschuppe bilden dürfte, ist äusserlich als solches kaum zu unterscheiden; nur der flache, schwach gezähnte Saum über den Ansatzstellen der Blüten könnte in diesem Sinne gedeutet werden. Die Blüten sind in Dreizahl, in halber Höhe der Zapfenschuppe inserirt, schwach geflügelt, mit nach unten gekehrter Mündung.

In der Jugend stehen, nach einer Abbildung in Siebold's Flora Japonica (Taf. 104, Fig. 1) zu urtheilen, die Eichen aufrecht, tiefer an der Fruchtschuppe, in der knieförmigen Einbiegung derselben; sie dürften somit erst durch nachträglichen, basales Wachstum der Zapfenschuppe gehoben und umgekehrt werden.

Eine Gewebesonderung im Inneren der Zapfenschuppe in einen Deckblatt- und Achselknospenheil ist nicht nachzuweisen. Es ist auch nur ein Gefässbündel, das den Gefässbündelkreis der Rhachis verlässt, um in die Fruchtschuppe zu treten. Der Vergleich mit vegetativen Sprossen lehrt, dass dieses Bündel sich ganz wie dort die Blattspuren verhält. Für die vegetativen Achselknospen werden in gewohnter Weise zwei Bündel abgegeben, die, dem Deckblattbündel die Tracheen zukehrend, fast in gleicher Höhe mit demselben nach aussen laufen. Das einfache Bündel für die Fruchtschuppe giebt dicht oberhalb der Basis derselben einseitig, oder meist beiderseitig, je ein kleines Bündel ab, das, sich um seine Achse drehend, etwas gegen die Oberfläche der Fruchtschuppe rückt und, sich dem Mutterbündel gegenüberstellend, demselben die Tracheen zukehrt. Wir finden jetzt somit auf dem Querschnitt ein stärkeres äusseres und ein, oder meist zwei schwächere, innere Bündel. Das äussere spaltet sich hierauf in mehrere laterale Arme und giebt, etwa bis auf vier vermehrt, von den seitlichen Zweigen rechts und links, noch je ein schwaches Bündel ab, das wiederum mit Drehung, fast

unmittelbar nach aussen geht. Die äusseren Bündel fahren hierauf fort, sich noch weiter zu spalten, die drei bis vier inneren erlöschen aber an der Basis der Eichen: das eine oder die beiden mittleren am Grunde des mittleren, das je eine seitliche am Grunde des seitlichen Eichen ((Taf. VI und VII, Fig. 47 bis 54)). Van Tieghem findet bei *Cunninghamia sinensis* vom Grund der Zapfenschuppe an ein äusseres und drei innere Bündel, auf welchem Wege, ist mir nicht ersichtlich¹⁾.

Dammara australis ((p. 70)) besitzt verkehrt eiförmige, verhältnissmässig breite, am oberen Ende etwas angeschwollene Zapfenschuppen. Im halbreifen Zustande sind sie ziemlich scharf knieförmig umgebogen, so dass ihr Scheitel nach oben gerichtet erscheint. Das Eichen ist ganz frei, umgekehrt, etwa in halber Höhe der Fruchtschuppe inserirt. Ueber der Anheftungsstelle ist eine unbedeutende Anschwellung zu bemerken, das Eichen liegt in einer seichten Vertiefung.

Das Eichen tritt nach Dickson²⁾ als ein kleiner Höcker fast an der Basis der Fruchtschuppe auf, es sieht von Anfang an mit dem Scheitel nach der Rhachis. Das Integument soll sich als deutlich zweilappiger Wall erheben, der Nucellusscheitel blattartig entwickelt werden. Das Integument erhält weiter den flügelartigen Auswuchs, der rechts oder links stehen kann, doch gleichgerichtet ist am nämlichen Zapfen, so zwar, dass er rechts zu finden ist, wenn die Zapfenspirale von rechts nach links läuft, links, wenn die Spirale von links nach rechts fortschreitet.

Auch bei *Dammara* findet man nur ein Gefässbündel an der Basis der Zapfenschuppe und dieses Bündel tritt ebenfalls wie ein gewöhnliches Blattbündel aus dem Gefässbündelkreis der Rhachis³⁾. Als bald giebt das Bündel rechts und links je einen

¹⁾ l. c. p. 300 und Taf. XV, Fig. 77 u. 78.

²⁾ *Adansonia* Bd. II. p. 77.

³⁾ In vegetativen Sprossen theilt sich das Blattbündel noch innerhalb der Rinde in 5—7 laterale Zweige, die Achselknospe erhält die gewohnten 2

lateralen Seitenzweig ab, diese wieder einen Zweig und so fort, wobei sich nur das randständige Bündel stets wieder gabelt ((Taf. VII, Fig. 74)). Die Zahl der Bündel steigt auf diese Weise etwa bis auf fünfzehn, alle in einer Ebene orientirt, mit nach innen gekehrten Tracheen. Das mittlere Bündel ist etwas stärker als die seitlichen geblieben. Etwas unterhalb der Einfügungsstelle des Eichens sieht man es breiter werden und einen Zweig abgeben, der sich dem Mutterbündel gegenüberstellt und ihm seine Tracheen zuwendet. Ist die Anschwellung an der Basis des Eichens erreicht, so theilt sich das innere Bündel in zwei gleiche Hälften. Beide rücken der Eicheninsertion zu, geben seitlich je ein schwaches Bündel ab und lösen sich, zusammenneigend, in Schraubenzellen auf. Die beiden schwachen Seitenzweige erlöschen aber nach ganz kurzem Verlauf, noch innerhalb der an der Basis des Eichens befindlichen Anschwellung ((Taf. VII, Fig. 72 bis 83)). Van Tieghem will wiederum schon im unteren Theile der Zapfenschuppe zwei gesonderte Systeme von Bündeln gefunden haben¹⁾.

Aus der Section Columbea der Araucarien mit flügellosen Zapfenschuppen untersuchte ich *Araucaria brasiliana*. Die Zapfenschuppen, sind fast gleich schmal in ihrer ganzen Länge, am Scheitel plötzlich eckig angeschwollen und in eine nach abwärts gebogene Spitze auslaufend. An der Innenseite der Fruchtschuppe in etwa halber Höhe an jüngeren und etwa zwei Drittel Höhe an älteren Fruchtschuppen, ist das Eichen inserirt. Mit nach unten gerichtetem Scheitel ist es mit der Fruchtschuppe fest verwachsen. Aus jungen Fruchtschuppen ragt es nur wenig, aus älteren stärker hervor. Die sogenannte Ligula, in der das Ende des Achselproducts wohl zu suchen wäre, ist oberhalb der Insertionsstelle des Eichens meist leicht zu erkennen, wenn sie

Bündel, die sich aber ebenfalls noch innerhalb der Rinde in einen Bündelkreis verwandeln ((p. 72, Taf. VI, Fig. 46)).

¹⁾ l. c. p. 300 und Fig. 74—76.

hier auch bis an ihr äusseres Ende mit der Fruchtschuppe verwachsen bleibt. Dieses Ende kommt unter dem mittleren Vorsprung der oberen Anschwellung der Zapfenschuppe zu liegen.

Ich hatte nunmehr auch Gelegenheit an neapolitaner Material den Gefässbündelverlauf zu beobachten. An der Basis der Zapfenschuppe ist nur ein Gefässbündel zu finden, welches wie ein gewöhnliches Blattbündel aus der Rhachis in dieselbe eintritt¹⁾ (Taf. IX, Fig. 14 a). Dieses Bündel zerfällt alsbald in drei (Taf. IX, Fig. 14 b), die Randbündel weiter in je zwei, so dass nach einander fünf, dann sieben Bündel zu finden sind. Alle diese Bündel kehren ihre Tracheen nach innen. Jetzt aber sieht man das Randbündel rechts und links je einen Zweig abgeben (Fig. 14 c), der sich sofort um seine Achse dreht und seinem Mutterbündel gegenüber stellt (Fig. 14 d). Es erfolgt das fast in halber Höhe der Zapfenschuppe. Die beiden inneren Bündel nähern sich aber rasch der Mitte, neigen hier bogenförmig zusammen (Fig. 14 e) und lösen sich unterhalb der Eichenbasis in eine gemeinsame Gruppe von Schraubenzellen auf. Die Ligula erhält hier keine besonderen Bündel; auf Querschnitten oberhalb der Insertionsstelle des Eichens ist nur das eine System der Deckblattbündel mit nach innen gekehrten Tracheen zu finden. Van Tieghem²⁾ giebt für die Basis der Fruchtschuppe der *Araucaria brasiliana* bereits fünf Bündel an, von denen die Randbündel dem Achselproduct zugehören sollen; während, wie wir nunmehr wissen, es diese Randbündel sind, welche erst später die Bündel für das Eichen abgeben.

Die Fruchtschuppe der *Araucaria excelsa* aus der zweiten Section Eutacta unterscheidet sich von derjenigen der *Araucaria brasiliana* namentlich durch die Flügelung, durch die schärfer

¹⁾ In vegetativen Sprossen der *Araucaria Cunninghamsi* vermehrt sich das austretende Blattbündel durch Theilung noch innerhalb der Rhachisrinde. Die Achselknospen erhalten zwei höher inserirte Bündel (p. 67 Anm.).

²⁾ l. c. p. 299 u. 300, Fig. 63—73.

markirte, frei endende Ligula und durch die emporgerichtete, viel schwächer nach aussen umgebogene Spitze.

Meine früheren Angaben über den Gefässbündelverlauf habe ich in mehreren Punkten zu ergänzen. Ein Bündel, durchaus einem Blattbündel entsprechend, tritt auch hier aus der Rhachis (Taf. IX, Fig. 15 a). An der Basis der Schuppe giebt es einen vorderen, schwächeren Zweig ab, der ihm seine Tracheen zukehrt und zerfällt auch gleichzeitig selbst noch in drei laterale (Fig. 15 b) Zweige. Wir haben somit auf dem Querschnitt bereits ein äusseres und ein inneres Bündelsystem. Nun theilt sich auch das innere Bündel in drei Arme. Diese laufen dann zunächst unverändert fort; die Randbündel des äusseren Systems geben aber weiter je ein vorderes Bündel ab (Fig. 15 c), dann je ein laterales, welches je einem vorderen und je einem neuen lateralen Bündel den Ursprung giebt. Die wohl meist durch den dritten Theilungsschritt erzeugten inneren Bündel haben das Eichen und die Ligula zu versorgen, die Nachkommen der schon früher und so auch der zuletzt erzeugten, erschöpfen sich noch, bevor die Eichenbasis auf dem Querschnitt erreicht ist. Die beiden für die Blüthen bestimmten Bündel neigen aber nach der Mitte der Fruchtschuppe, in dem Masse, als die mittleren Bündel schwinden, zusammen; auf ihrem Wege geben sie aber nach einander eine Anzahl lateraler Bündel ab (Taf. IX, Fig. 15 d, e, f). Schliesslich treffen die beiden Bündel aufeinander (Fig. 15 g) und verschmelzen zu einem einzigen, das nach längerem Verlauf unter der Basis des Eichens in Schraubenzellen endet. Die seitlich von den Eichenbündeln abgegebenen Zweige versorgen die Ligula, so dass man hier noch auf Querschnitten oberhalb der Eicheninsertion ein doppeltes Gefässbündelsystem erhält, dessen Glieder sich die Tracheen zukehren (Taf. IX, Fig. 15 h). Da die Ränder der Ligula frei sind, so ist leicht festzustellen, dass das innere Bündelsystem ihr wirklich zugehört (Fig. 15 h).

Wie aus obigen Schilderungen ersichtlich, ist den Fruchtschuppen der Araucarien-Genera *Cunninghamia*: *Dammara* und

Araucaria, trotz Mannigfaltigkeit im Einzelnen, doch ein gemeinsame Charaktere bietendes Gefässbündelsystem eigen. Gemeinsam ist nämlich: die völlige Verschmelzung der für das Deckblatt und die Eichen, respective diese und die Ligula bestimmten Gefässbündel an ihrer Basis zu einem einzigen. *Cunninghamia* zweigt aber die Eichenbündel von dem centralen und zwei lateralen Deckblattbündeln, beinahe in der Höhe der Eicheninsertion ab. *Dammara* von dem centralen, und zwar nachdem dieses zuvor zwei laterale Bündel abgegeben hat, ebenfalls in der Höhe der Eicheninsertion. *Araucaria brasiliana* bezieht ihre Blütenbündel etwa in halber Schuppenhöhe von den Deckblattbündeln letzter Ordnung, welche den Rand der Schuppe einnehmen. *Araucaria excelsa* nimmt ihre Blütenbündel ebenfalls den lateralen Deckblattbündeln ab, nur dass bei ihr zuvor schon innere Bündel von dem centralen und den ihnen nächsten Deckblattbündeln abgegeben werden, innere Bündel, die sich aber erschöpfen, bevor sie die Ovularbasis erreichen. *Cunninghamia sinensis* und *Araucaria brasiliana* erhalten keine Bündel für die (bei *Cunninghamia* übrigens nur durch einen Saum angedeutete) Ligula. Bei *Dammara* geht von den Eichenbündeln je ein Zweig für die Anschwellung oberhalb der Eichen ab, bei *Araucaria excelsa* Zweige von eben denselben Bündeln für die Ligula.

Die Zapfenschuppen der *Araucariaceen* müssten als blüthentragende Deckblätter gedeutet werden, wollte man sich in ihrer Deutung durch den Umstand bestimmen lassen, dass ihr Gefässbündel wie ein einfaches Blattbündel dem Bündelkreis der Rhachis entspringt. Doch spricht sehr Vieles dafür, dass diese Deutung nicht richtig wäre, dass uns in der Zapfenschuppe der *Araucariaceen* vielmehr, eine so tiefgreifende Verschmelzung von Deckblatt und Achselproduct gegenübersteht, dass sich dieselbe bis auf das Gefässbündelsystem erstreckt. In der That kennzeichnet sich die doppelte Zusammensetzung der Fruchtschuppen noch durch das Vorhandensein der Ligula und selbst auch im Gefässbündel noch durch die so charakteristische Gegenüber-

stellung der inneren Bündel den Deckblattbündeln, sobald es den inneren Bündeln gelingt, sich von den Deckblattbündeln zu befreien. Den sterilen Schuppen der Araucariaceen fehlt aber das für das Achselproduct abgezwigte Bündelsystem, es sei denn, dass dieses Achselproduct an der Schuppe vertreten ist und nur die Eichen fehlschlagen.

Nach alledem glaube ich die Fruchtschuppen der Araucariaceen als aus Deckblatt und Achselknospe gebildet betrachten zu müssen.

B. GNETACEAE.

1. EPHEDRA.

Die Deutung, die ich der einzigen Hülle der Coniferen-Eichen früher gab, war auf deren mir wahrscheinlich gewordenen Homologie mit der äusseren Hülle der Gnetaceen gestützt. Die äussere Hülle der Gnetaceen schien mir aber der Fruchtknoten-hülle der Angiospermen gleichartig zu sein. Von letzterer Annahme bin ich nun durchaus zurückgekommen; andererseits halte ich aber an der Homologie der äusseren Hülle des Gnetaceen-Eichens und der einen des Coniferen-Eichens fest. Da ich nun die Hülle des Coniferen-Eichens jetzt als Integument deute, so muss ich diese Deutung auch auf die äussere Hülle des Gnetaceen-Eichens erstrecken.

Was vornehmlich *Ephedra* anbetrifft, so nehmen bei derselben die Blütenstände die Stellen gewöhnlicher Achselknospen ein. Die unteren Internodien der Blüthensprosschen sind, abgesehen etwa von dem untersten, gestreckt. Das erste Blattpaar birgt Achselknospen, die bei *Ephedra altissima* zur Entwicklung kommen können und dann mit Blüten endigen. Auf die gestreckten Internodien der Blüthensprosse folgen kurze, deren Blattpaare (2 bis 3 je nach den Arten) grösser werden, sonst aber wie vegetative Blätter gebaut, und an der Basis ebenfalls

verschmolzen sind. Diese Blattpaare werden später fleischig. Das oberste trägt bei *Ephedra campylopoda* und Alte an Stelle von Secundansprösschen je ein Eichen in seiner Achsel. Bei *Ephedra campylopoda* schliesst das Primansprösschen selbst mit einem terminalen Eichen ab ((Taf. XV)). Jedes Eichen ist der Repräsentant einer ganzen Blüthe; es besitzt zwei Integumente, von denen das äussere am Scheitel mit einer engen Oeffnung abschliesst, durch welche der halsartig verlängerte, obere Theil des inneren Integuments hervortritt. Dieser Hals endet mit einem einseitigen Lappen, der bei *Ephedra campylopoda* der Mutterachse zugekehrt ist. Das äussere Integument ist stark entwickelt, in älteren Blüthen verholzt, das innere schwach und dünn. Der Nucellus ist selbst in ganz jungen Blüthen ziemlich bedeutend über die Insertionsstelle des äusseren Integuments emporgehoben ((p. 76)).

Die Anlage der Blüthensprosse erfolgte an einem untersuchten Exemplar des hiesigen botanischen Gartens Ende April. Die diesbezüglichen Achselknospen waren schon auf jungen Entwicklungsstadien an den breiteren und kürzeren Blattanlagen, der beginnenden Anschwellung des Scheitels und einer etwas helleren Färbung zu erkennen. Ist das oberste Blattpaar angelegt worden, so nimmt der Vegetationskegel des Sprösschens in Richtung desselben an Breite zu ((Taf. XV, Fig. 39)) und geht, mit Ausnahme der mittelsten Zellen, in die Bildung der beiden Achselproducte ein. Die mittelsten unverbrauchten Zellen bleiben als rudimentäres Achsenende des Primansprösschens zurück. Die Achselproducte unterscheiden sich aber in der Art ihres Wachstums von gewöhnlichen Achselknospen derselben *Ephedra*, denn die Epidermis theiligt sich an ihrem Aufbau, worauf ich später zurückkomme. Schon auf die ersten Dermatogentheilungen am Scheitel der Anlage folgt, ebenfalls durch solche vermittelt, die Erhebung des äusseren Integuments. Dieses tritt zunächst an den beiden inneren Kanten der Anlage deutlich hervor, um aber sofort ringförmig zusammenzuschliessen.

Das erste Sichtbarwerden an den inneren Kanten der Anlage, so wie die anhaltend stärkere Entwicklung des Integuments an diesen Stellen, dürfte durch die gegebenen Raumverhältnisse bedingt sein. Ich will somit auch nicht mehr in diesem Verhalten einen Beweis für die Blattnatur dieser Hülle, so wie für deren Zusammensetzung aus zwei Blättern erblicken. Was aber in diesem Stadium der Anlage sofort wieder auffallen muss, das ist ihre grosse Aehnlichkeit mit *Taxus*; — an der Identität beider ist kaum zu zweifeln. Kurz auf die Anlage des äusseren Integuments folgt diejenige des inneren, es erhebt sich gleichzeitig im ganzen Umfang des fortwachsenden Nucellus, und zwar auch wieder durch Theilungen innerhalb der äussersten Zellschicht desselben veranlasst ((Taf. XV, Fig. 43, 44, 45, 46)). Das äussere Integument ist an seinem oberen Rande deutlich zweilappig, und zwar entsprechen die Lappen, wie aus der schon gegebenen Schilderung der Anlage folgt, den beiden Innenkanten des Nucellus, das innere Integument wächst hingegen am oberen Rande zu einem einseitig entwickelten median nach innen orientirten Lappen aus. Durch weiteres intercalares Wachsthum gelangen die angelegten Theile an ihrer definitiven Ausbildung, das Wachsthum dauert besonders an der Basis des Eichens an, wodurch die Insertion des inneren Integuments bedeutend über die Insertion des äusseren Integuments emporgehoben wird ((Fig. 49, p. 80 ff.)). Bei *Ephedra altissima* wird das Eichen unmittelbar am Scheitel des Primansprösschens gebildet. Die Lappen des äusseren Integuments alterniren mit dem letzten Blattpaar. Die Anlage stimmt durchaus mit derjenigen des *Taxus*-Eichens überein.

In der Deutung der beiden Hüllen als Integumente schliesse ich mich hiermit an Endlicher an¹⁾.

Die aufeinanderfolgenden Blattpaare des Blüthensprösschens werden in derselben Weise wie innerhalb der vegetativen Sphäre

¹⁾ Synopsis Coniferarum p. 253.

mit Gefässbündeln versorgt. Erst am oberen Blattpaare gesellt sich zu den je zwei Bündeln, die jedes der beiden Blätter zu erhalten hat, noch je ein drittes, das in den vegetativen Theilen der Pflanze in dieser Weise nicht vorkommt und das wir als Ergänzungsbündel bezeichnen wollen. Zwar gesellen sich auch in der vegetativen Sphäre, bei einigen *Ephedra*-Arten, zu den beiden Blattspuren noch dritte Bündel, doch erst nach Vereinigung der beiden Blattspuren im Knoten. Sie folgen somit den Blattspuren von dem Knoten an abwärts, nicht aber wie hier zur Blattachsel aufwärts. Nach Abgang der je zwei Blattbündel, nebst Ergänzungsbündel, bleiben in der Inflorescenzachse von *Ephedra campylopoda* noch vier Bündel zurück. Diese drehen sich langsam um ihre Achse, kehren einander, je zwei, ihre Tracheen zu, richten dieselben dann schräg nach aussen und folgen nun den Blattspuren auf ihrem Wege. Die je zwei Blattspuren jeder Seite treten in das entsprechende Deckblatt, das Ergänzungsbündel bleibt hingegen in der Inflorescenzachse und tritt, von den zwei Achselknospenbündeln begleitet, in das Achselproduct ein. Das Rudiment des Primansprösschens über dem letzten Blattpaare ist gefässbündellos. Nach dem Eintritt in die Blüthe nehmen die beiden Achselbündel Stellung in den inneren Kanten der Anlage. Das Ergänzungsbündel stellt sich median nach aussen. Sie kehren alle die Tracheen dem Mittelpunkte der Blüthe zu. Bald darauf zerfallen die beiden inneren Bündel in je drei Zweige und der mittlere derselben tritt jederseits in die Innenkante des äusseren Integuments ein. Das Ergänzungsbündel bleibt meist ungetheilt, hin und wieder, so vornehmlich bei *Ephedra* Alte, giebt es ebenfalls aus seiner Mitte einen schwachen Zweig für das äussere Integument ab. Das innere Integument erhält keine Gefässbündel. Die in der Basis des Eichens zurückgebliebenen Bündel lösen sich aber unter dem Nucellus zu einem Kreise von Schraubenzellen auf ((p. 77 ff.)). Denken wir uns das Secundansprösschen bei *Taxus* auf das Eichen reducirt, so hätte es einen anderen Gefässbündelverlauf

nicht aufzuweisen, ausgeschlossen immerhin das Ergänzungsbündel, welches hier aber eine eingeschaltete Bildung repräsentirt, ebenso wie die Ergänzungsbündel in der vegetativen Sphäre von *Ephedra*. Bei *Ephedra altissima* mit nur der einen, terminalen Blüthe finden wir sechs Gefässbündel im Blüthen sprosschen unterhalb der Insertion des letzten Blatt paares. Die Blätter nehmen nun je zwei Bündel in Anspruch, und zwischen diesen tritt auch hier, doch meist nur auf der einen Seite, ein Ergänzungsbündel auf. Die Blattspuren gehen in das Blatt paar, die in der Achse zurückgebliebenen zwei Bündel nebst dem einen oder den beiden Ergänzungsbündeln in das terminale Eichen. In letzterem theilt sich jedes der eingetretenen Bündel in drei Zweige, der mittlere derselben dringt in das äussere Integument und lässt sich bis an dessen oberen Rand verfolgen, die seitlichen lösen sich in Schraubenzellen unter dem Nucellus auf. Van Tieghem kam auf Grund seiner Gefässbündelstudien hier wieder zu dem Resultat, dass das Eichen einem Carpellblatte aufsitze. Das was ich eben als äusseres Integument gedeutet habe, soll nach ihm ein einziges solches inneres, zweinerviges, geschlossenes Fruchtblatt sein und das Eichen am Grunde seiner Oberseite tragen.

2. GNETUM.

In meiner ersten Publication habe ich bereits gezeigt, dass die weiblichen Blüthen in den scheinbar androgynen Blüthenständen der *Gnetum*-Arten nicht entwicklungsfähig sind und dass sie sich von den entwicklungsfähigen Blüthen der weiblichen Inflorescenzen dadurch unterscheiden, dass sie nur zwei, jene aber drei Hüllen besitzen ((p. 104 ff.)). Die männlichen Blüthenstände sämmtlicher von mir untersuchten *Gnetum*-Arten führten die erwähnten weiblichen Blüthen über den männlichen, ob, wie gewöhnlich, nur in einem einzigen Kranze (*G. nodiflorum*, *venosum*, *Gnemon*, *Brunonianum*), ob, wie selten, in mehreren (*G. paniculatum*) ((p. 109)). Im vollkommensten Zustande zeigen

diese Blüten ein äusseres dickes, flaschenförmig gestaltetes Integument und ein inneres, schwaches, oben zu einem kurzen Tubus verengtes mit unregelmässig geschlitztem Rande. Der Nucellus füllt die Hüllen aus, er enthält viel Reservestoffe und kann es sogar bis zur Anlage des Embryosacks bringen ((Taf. XXI, Fig. 10)). In rein weiblichen Inflorescenzen stehen die Blüten unmittelbar, und nur in einem einzigen Quirl, über jeder Deckblattcupula. Die Blütenachse ist hier ringförmig angeschwollen; die Blüten erscheinen von gegliederten Haaren dicht umgeben. Das äussere Integument des Eichens ist stark entwickelt, fleischig, wie das äussere von Ephedra, das mittlere und das innere sind zart. Das innere ragt zur Oeffnung des mittleren und äusseren in Gestalt eines langen Halses hervor ((Taf. XXI, Fig. 28, 31)). Beide inneren Hüllen sind am Rande geschlitzt, zur Bestäubungszeit sind die Abschnitte der innersten sternförmig ausgebreitet. In älteren Eichen erscheint in Folge nachträglichen basalen Wachstums die Insertion der inneren Hülle, über diejenige der mittleren nicht unbedeutend emporgehoben.

Ich war nunmehr auch in der Lage, die Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüten, an den weiblichen Inflorescenzen von *Gnetum Gnemon* zu verfolgen. Das Material bekam ich in zwei Sendungen durch die Güte des Herrn Dr. R. H. C. C. Scheffer aus Buitenzorg auf Java. Es sollte zu embryologischen Untersuchungen dienen und enthielt anscheinend alle Entwicklungszustände von der Blüte an bis zur reifen Frucht. Leider waren in beiden Sendungen die Samen ohne Keimanlagen. Die Bestäubung war ausgeblieben und ungeachtet viele Samen sich anscheinend normal weiter entwickelt hatten, so war doch ihr Embryosack entweder völlig obliteriert oder führte doch nur Endosperm.

Zu embryologischen Untersuchungen war also das Material nicht zu brauchen, wohl aber ermöglichte es eine volle Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüte.

Eine solche Entwicklungsgeschichte ist neuerdings auch von Beccari¹⁾ geliefert worden.

Ich gebe hier zunächst eine Schilderung der gröberen anatomischen Verhältnisse und komme auf die histologischen Einzelheiten später zurück.

Die weibliche Inflorescenz von *Gnetum Gnemon* beginnt mit einem transversal gestellten Deckblattpaare.

Die beiden Deckblätter sind an der Basis verwachsen, doch treten deren Medianen scharf hervor. Die folgenden Deckblattwirtel dürften auch zweigliedrigen Ursprungs sein, doch sind sie völlig gleichmässig im Umfang der Inflorescenzachse verwachsen und verrathen durch keinerlei Gliederung ihre Zusammensetzung. Ueber jeder Deckblattcupula stehen die Blüten meist sechs bis acht in einem einzigen Quirle, auf einer ringförmigen Anschwellung der Inflorescenzachse inserirt. Der Raum, den die Blüten freilassen, wird von gegliederten Haaren eingenommen.

In den Achseln der beiden Deckblätter des untersten Paares werden je eine oder je zwei hintereinanderliegende Knospen angelegt. Oefters kommen sie nicht zur Entwicklung, oder sie entwickeln sich auch früher oder später und zwar zuerst und manchmal allein nur die innere Knospe, oder später auch noch die zweite. Die Entwicklung dieser Knospen kann sehr verzögert werden und diesem Umstande verdanke ich das Material für die Blütenentwicklung.

Die secundären Inflorescenzachsen fangen entweder sofort mit der Deckblattcupula, oder mit dem gegliederten Deckblattpaare an. Im letzteren Falle bergen die beiden Deckblätter wiederum Achselknospen, die auch noch zur Entwicklung gelangen können.

In Ausnahmefällen steht über der Mediane jedes der beiden Deckblätter des untersten Paares, an Stelle der Inflorescenz-

¹⁾ Nuovo Giornale Botanico Italiano Vol. IX. 1877. p. 91.

bildenden Achselknospen je ein Eichen. Ich habe auch einmal beobachtet, dass in der Achsel des einen Deckblattes, im Rücken eines Ovulums, noch eine Inflorescenzachse stand. Sie hatte, indem sie sich entwickelte, das Ovulum zusammengedrückt.

Die Zahl der Blüten über dem deutlich gegliederten Deckblattpaare kann sich aber auch noch vermehren. Ausser den genannten beiden über den Medianen der Deckblätter stehenden treten dann auch noch seitlich von diesen Blüten auf.

An zwei bis drei Millimeter hohen Inflorescenzanlagen kann man die Entstehung der ringförmigen Anschwellungen, welche die Blüten tragen werden, verfolgen. Sie gehen scheinbar als Wucherungen aus dem Grunde eines nächsthöheren Deckblattwirtels hervor (Taf. XI, Fig. 35 a). An dem dritten bis vierten Wirtel von oben, bei noch thätigem Vegetationskegel der Inflorescenzachse beginnt die Erhebung des Walles, unter den nächstfolgenden Blattwirteln das Auswachsen der Epidermiszellen desselben zu Haaren. Weiter gliedert sich der Wall immer mehr von dem darüberliegenden Deckblattwirtel ab. Der Beginn einer Ausbildung des schliesslich bis fünf Millimeter und darüber langen Internodiums, welches den Wall von dem nächst höheren Deckblattwirtel trennt, fällt erst in die Zeit, wo die Inflorescenzanlage eine Höhe von circa sieben Millimetern (von dem unteren Deckblattpaare an gerechnet) erreicht hat, und die Integumente an den Eichen halb entwickelt sind.

Die Bildung der Blüten fängt mit einem aus dem Blütenwall sich hervorwölbenden Höcker an (Taf. XI, Fig. 36, 37). Den Raumverhältnissen in der Deckblattachsel gemäss, entspringen die Anlagen dem oberen Rande des Walles. Bald wird um den Höcker eine kreisrunde Erhebung als Beginn der äusseren Integumentanlage sichtbar. Schräg zur Inflorescenzachse geführte, tangentielle Längsschnitte durch die Blütenanlage (Taf. XI, Fig. 38, 40), verglichen mit parallel zur Längsachse der Inflorescenz geführten radialen Längsschnitten durch die Blütenanlagen (Taf. XI, Fig. 39) zeigen, dass das Integument

in transversaler Richtung stärker entwickelt wird als in medianer und alsbald ein transversal zweilappiges Aussehen gewinnt (Taf. XII, Fig. 43).

Die Bildung des mittleren Integumentes beginnt um die Zeit, da das äussere Integument bis auf zwei Drittel etwa den Nucellus deckt. Das innere Integument folgt dann so rasch auf das mittlere und überholt es so bald in der weiteren Entwicklung, dass es ausgewählter Präparate bedarf, um sich über das wahre Verhältniss beider zu orientiren (Vergl. Taf. XII, Fig. 45 und 47). Der äussere Rand des mittleren Integuments wird auf den ersten Stadien der Entwicklung meist etwas begünstigt (Taf. XII, Fig. 45, 47), für das innere Integument war nichts Aehnliches zu bemerken. Auch für das mittlere Integument gleichen sich die vorhandenen Differenzen bald aus. In Fig. 48 und 49, Taf. XII und XIII erscheinen die beiden Integumente schon von gleicher Stärke, wenn nicht gar das innere dem mittleren schon etwas vorangeeilt.

Vergleichen wir die geschilderten Entwicklungsvorgänge bei *Gnetum* mit denjenigen bei *Ephedra*, so muss uns zunächst auffallen, dass die äussere Hülle von *Gnetum* sich ganz ebenso wie die von uns als äusseres Integument bei *Ephedra* bezeichnete verhält, die beiden inneren Hüllen von *Gnetum* aber ganz ähnlich dem einen inneren Integumente von *Ephedra*. Somit scheinen mir auch die Bezeichnungen gerechtfertigt, die ich für die aufeinanderfolgenden Hüllen des *Gnetum*-Eichens gewählt habe. Weiter ist aber die Uebereinstimmung, welche in der Entwicklung der äusseren Hülle des *Gnetum*-Eichens und der einzigen des *Taxus*-Eichens herrscht, womöglich noch auffallender, als die Uebereinstimmung zwischen der einzigen Hülle von *Taxus* und der äusseren Hülle von *Ephedra*. Hiemit glaube ich die Homologie dieser Hüllen noch weiter gestützt.

Wie ich schon früher erwähnte, hat auch Beccari in letzter Zeit eine Entwicklungsgeschichte der weiblichen Blüten von *Gnetum Gnemon* gegeben. Seine Untersuchungen begannen mit

Zuständen, in welchen die äussere Hülle bereits angelegt war. Er giebt richtig an, dass die zweite Hülle der ersten, die dritte der zweiten in der Anlage folgt. Aehnliches hatte auch ich, auf ziemlich unvollständiges Material gestützt, in meinen Coniferen und Gnetaceen bereits angedeutet¹⁾.

Beccari fasst die äusser Hülle als aus zwei Blättern bestehend auf, und ebenso hält er die zweite und die dritte Hülle für zweiblättrigen Ursprungs. Die Blattpaare sollen in den aufeinanderfolgenden Hüllen alterniren. Seine Meinung geht dahin, dass die beiden äusseren Hüllen Blüthenhüllen, die innerste ein Fruchtknoten sei, und zwar weil alle drei Hüllen in der Entwicklung akropetal auf einander folgen, während sie, seiner Meinung nach basipetal angelegt werden müssten, wenn sie Integumente wären.

Beccari fand auch, ebenso wie ich schon früher²⁾, dass die sterilen weiblichen Blüthen, welche in den pseudoandrogynen Inflorescenzen über den männlichen stehen, nur zwei Hüllen besitzen. Er giebt an, die mittlere der drei Hüllen obliterire in diesen Blüthen. Da Beccari die Güte hatte, mir von seinem Untersuchungsmaterial mitzutheilen, so bin ich nun auch, auf eigene Anschauung gestützt, in der Lage, seine Angabe zu bestätigen. Eine mittlere Hülle wird in der That in den fraglichen Blüthen ganz so wie in denjenigen rein weiblicher Inflorescenzen angelegt, sie bleibt aber auf dem ersten Stadium ihrer Entwicklung stehen, so dass sie in den meisten Fällen sich überhaupt nicht frei ausgliedert. Selbst in denjenigen Blüthen aber, in denen man sie am entwickelsten findet, hat sie sich kaum zu einem niedrigen, oft nur einseitig entwickelten Saume um das Ovulum erhoben.

Von den zwei Hüllen der sterilen weiblichen Blüthen der pseudoandrogynen Inflorescenzen entspricht somit: die äussere

¹⁾ l. c. p. 112.

²⁾ l. c. p. 104.

dem ersten, die innere dem dritten Integument der fertilen weiblichen Blüten in den rein weiblichen Inflorescenzen.

Meiner früheren Schilderung des Gefässbündelverlaufs in den fertigen weiblichen und pseudoandrogynen Inflorescenzen der *Gnetum*-Arten ¹⁾ füge ich hier noch für *Gnetum Gnemon* einiges Weitere hinzu. So wie innerhalb der vegetativen Sphäre bei *Gnetum*-Arten die Blatt- und Achselknospenbündel verschmolzen den Bündelkreis der Axe verlassen, so treten auch die Deckblatt- und Blütenbündel verschmolzen aus dem Bündelkreis der Inflorescenzachse (Taf. XIV, Fig. 65, 67). In der weiblichen Inflorescenz (Fig. 65, Taf. XIV) ist links der typische Fall abgebildet, das gemeinsame Bündel bleibt eine Zeit lang einfach und sondert sich dann in das nach abwärts laufende Deckblattbündel und die sich weiter trennenden, aufwärts gerichteten Bündel für die Blüte ²⁾. Rechts in derselben Figur wird uns ein ungewöhnlicher Fall vorgeführt, in welchem ein Theil der oberen Blütenbündel eine gesonderte Insertion in dem Bündelkreis der Inflorescenzachse zeigt. Sehr instinctiv ist Fig. 67, Taf. XIV, welche uns einen Längsschnitt durch die pseudoandrogyn Inflorescenz giebt. Auch hier gehen die Bündel mit gemeinsamer Wurzel aus dem Bündelkreise ab ungeachtet ihre Zweige eine grosse Zahl übereinanderstehender Blüten werden zu versorgen haben. Typischer Weise giebt bei *Gnetum Gnemon* das gemeinsame Bündel erst ein Ast abwärts an die Deckblattcupula ab, dann steigt es aufwärts und sondert sich hier in zwei gleiche Arme; der obere hat, sich weiter spaltend, die sterile weibliche Blüte zu versorgen, der untere verzweigt sich, bogenförmig nach aussen und unten in den Blütenwall umbiegend, noch mehr und versorgt mit seinen Zweigen die einzelnen männlichen Blüten. — Die weiblichen Blüten werden hier

¹⁾ l. c. p. 115.

²⁾ Bei *Ephedra* tritt bereits eins der für die Blüte bestimmten Bündel, das Ergänzungsbündel, zusammen mit den Deckblattbündeln aus.

somit ganz in derselben Weise wie die männlichen mit Gefässbündeln versorgt und es liegt somit nahe, anzunehmen, dass sie gleich diesen, die Stelle ganzer Knospen vertreten.

Bei einer früher untersuchten *Gnetum*art ((p. 118)) hatte ich an der Basis der Blüten der rein weiblichen Inflorescenz, einen Bündelkreis von beiläufig acht bis zehn Bündeln gefunden ((Taf. XXI, Fig. 32 u. ff.)). Bald vermehrt dieser durch seitliche Spaltungen die Zahl seiner Elemente und giebt nach aussen bis zwanzig Bündel ab. Diese bilden zusammen einen peripherischen Kreis, der sich rasch unter weiterer Vermehrung seiner Elemente nach aussen bewegt. Dann wird, von dem centralen Bündelkreise aus ein weiter Kreis von zwölf bis vierzehn Bündeln nach aussen abgegeben. Der mittlere, wie der zurückgebliebene innere Bündelkreis, vermehren durch Spaltung die Zahl ihrer Elemente. Der äussere Kreis tritt nun in das äussere Integument, der mittlere in das mittlere Integument, der innere erreicht die Insertionsstelle des inneren Integumentes. In älteren Samenanlagen kann man die Bündel des äusseren und mittleren Integuments fast bis an den oberen Rand dieser Integumente verfolgen. Die Bündel des inneren Kreises sind durch die erfolgte basale Streckung des Eichens sehr in die Länge gezogen worden.

3. WELWITSCHIA.

Die Inflorescenzen der *Welwitschia mirabilis* entspringen in grosser Zahl aus dem Stamme dicht über den Insertionsstellen der beiden einzigen Blätter. Die Gesamttinflorescenz ist decussirt rispig¹⁾, mit stielrunden, an den Knoten gegliederten und durch Bracteen gestützten Aesten, welche kleine, aufrechte, länglich cylindrische Zapfen tragen. Letztere sind mit 70 bis 90 Schuppen besetzt, die in vier Reihen dicht geschindelt, von breit-eirunder Form sind und in den Achseln die einzelständigen,

¹⁾ Eichler, Blüthendiagramme. Bd. I. p. 70.

sitzenden, vom Rücken her zusammengedrückten Blüten tragen. Diese sind monoecisch auf verschiedenen Zapfen.

Die weiblichen Blüten besitzen ein schlauchförmiges, geflügeltes, stark zusammengedrücktes und ungetheiltes äusseres Integument und ein höher am Nucellus inserirtes, inneres, welches zu einem langen, am Scheitel einfach geschlitzten Halse verlängert ist. Das äussere Integument ist dick und fleischig, das innere schwach und zart. Der Hals des inneren Integuments tritt zu der oberen Oeffnung des äusseren hervor.

Da die Blüten in aufsteigender Reihenfolge am Zapfen angelegt werden, so ist deren Entwicklungsgeschichte leicht zu gewinnen. Die Blüthe tritt in der Achsel ihres Deckblattes als ein kleiner, von Anfang an etwas flachgedrückter Höcker auf ((Taf. XVIII, Fig. 14)). Die circa zwei Millimeter hohe Anlage schnürt sich an ihrer Basis etwas ein und sitzt nun mit einem Fuss der Rhachis auf ((Fig. 15)). Ich möchte in dem Fuss ein axiles Podium, ähnlich dem Wall bei *Gnetum*, und erst den Höcker oberhalb desselben als Ovularanlage betrachten. Um den Ovularhöcker erhebt sich nun das äussere Integument, das Perigon der Autoren ((Fig. 15, 16)). Es tritt gleichzeitig und zunächst gleichmässig im ganzen Umfang des Nucellus auf, doch seine rechte und linke Seite erscheinen alsbald in ihrem Höhenwachsthum bevorzugt, werden auch dicker als die angrenzenden Theile. Hierdurch flacht sich die Anlage noch mehr ab. Um den Nucellus erhebt sich hierauf ein zweiter Wall: das innere Integument ((Fig. 16, 17)). Es tritt wie das äussere überall gleich hoch auf, lässt aber auch in der Folge eine Bevorzugung einzelner Theile im Wachsthum nicht erkennen. An den transversalen Kanten des äusseren Integuments werden alsbald die Flügel gebildet, es verengt sich dasselbe über dem Nucellus zu einem Munde, der noch deutlich zweilippig ist. Gleichzeitig hat auch das innere Integument den Nucellarscheitel erreicht, es zeigt jetzt am oberen Rande einen ähnlichen und auch in derselben Richtung orientirten nur schwächeren Einschnitt, es

wächst weiter in dem engen Halse aus ((Fig. 18 bis 22)). Wie wir sehen, stimmt in den wesentlichen Punkten die Entwicklung des Welwitschia-Eichens mit derjenigen des Ephedra-Eichens überein.

Fast gleichzeitig mit mir hatte auch Mac Nab die Entwicklungsgeschichte der Welwitschia-Blüthen verfolgt, seine Bilder stimmen mit den meinigen überein. Er deutet wie Hooker die äussere Hülle als Perianth, die innere als Integument¹⁾.

Zwei Gefässbündel treten aus der Rhachis in das Deckblatt, zwei in die Blüthe ein²⁾. Die beiden Deckblattbündel verdoppeln sich an der Basis des Deckblattes und theilen sich weiter fächerartig fort. Die beiden Achselknospenbündel zerfallen rechts und links in der Basis der Blüthe in je drei gleiche Zweige. Der mittlere derselben geht beiderseits in die angeschwollene, geflügelte Kante des äusseren Integumentes, in der er sich unverzweigt bis an den oberen Rand verfolgen lässt. Von den im Nucellus zurückgebliebenen Bündeln theilt sich meist beiderseits je eins, so dass sie, rechts und links drei an der Zahl, weiter laufen, bis sie in der Insertionshöhe des inneren Integumentes im Umkreis der Basis des Nucellus erlöschen.

Die histologischen Untersuchungen über die Anlage und die Entwicklung der Eichen der Coniferen und Gnetaceen haben weitere Anhaltspunkte für deren Deutung gegeben, gleichzeitig gelang es, den Embryosack bis auf seinen Ursprung zurück zu verfolgen.

Der Vegetationskegel des fertilen Secundansprösschens von *Taxus baccata* ist von Anfang an stärker als der Vegetationskegel des Primansprösschens (Taf. IX, Fig. 1), sonst in der An-

¹⁾ Transactions of the Linnean Soc. of London. Vol. XXVIII. p. 509. Read Dec. 1872.

²⁾ Ueber den Ursprung der letzteren das Nähere Con. u. Gnet. p. 99.

ordnung seiner Elemente nicht von demselben verschieden. Ueber dem letzten, d. h. also dem dritten Blattpaar, sieht man dann, näher dem Vegetationsscheitel als sonst Blattanlagen entstehen, einen kreisrunden Wall sich erheben. Der ursprüngliche Vegetationskegel ist hiermit auf den kreisrunden Höcker im Inneren des Walles beschränkt (Taf. IX, Fig. 2). Die Epidermis des Vegetationskegels ist noch erhalten und so auch die Anordnung der Zellen im Innern; die Bildung des Walles wird durch Theilungen der ersten subepidermoidalen Zellschicht veranlasst (Taf. IX, Fig. 16). Wollte man auf diese histologischen Vorgänge allein sich stützen, man könnte den Wall als eine Blattbildung sehr wohl auffassen; aber auch bei der Anlage der Integumente der Angiospermen betheiligt sich oft die subepidermoidale Zellschicht¹⁾, so dass dieses Verhalten nicht über die morphologische Natur des Gebildes entscheiden kann. Die Uebereinstimmung mit solchen angiospermen Integumenten zeigt sich dann aber bei *Taxus* weiter in dem Aufgeben der Selbständigkeit der Epidermis am oberen Rande des Integuments (Taf. IX, Fig. 17). Der vom Integumentwall umschlossene Nucellus wächst nun vornehmlich durch Theilung der ersten subepidermoidalen Zelllage. Schon in Fig. 16, Taf. IX, erscheint diese Schicht deutlich verdoppelt; in Fig. 17, Taf. IX hat sie weitere Theilungen erfahren. Auch die Epidermiszellen beginnen nun sich durch periclin gerichtete Wände zu vermehren und wir erhalten alsbald einen Zustand wie der in Fig. 18, Taf. X dargestellte. Es lassen sich in dieser Fig. 18 die Nachkommen der Epidermiszellen noch sehr wohl von den Nachkommen der ersten subepidermoidalen Schicht unterscheiden. Alle diese Zellen sind in fortlaufenden Reihen angeordnet, welche dem ganzen System den Charakter eines coaxialen geben. Die Zellreihen stossen nach unten auf ein Gewebe grosser abgerundeter Zellen, welches aus den tiefer gelegenen Zellschichten hervorgegangen ist.

¹⁾ Vergl. das besonders übereinstimmende Beispiel der *Juglans regia* bei Warming l. c. p. 240 u. Taf. XIII, Fig. 11—14.

Die Embryosack-Mutterzelle, resp. die Embryosack-Mutterzellen von *Taxus* gehen jedenfalls schon aus dem ersten Theilungsschritt der subepidermoidalen Schicht in Fig. 16, Taf. IX hervor. Diese Zellen sind freilich zunächst nicht von den benachbarten zu unterscheiden, doch finden wir sie später, wo sie sich markiren, als Endzellen der aus der subepidermoidalen Schicht hervorgegangenen Reihen. Man könnte die Zellen, die über einer solchen Mutterzelle liegen, mit den Tapetenzellen im angiospermen Ovulum vergleichen. Die Embryosack-Mutterzellen werden erkennbar in dem Stadium der Fig. 18, Taf. X, doch nur auf sehr glücklich geführten Schnitten; sie treten erst scharf hervor nach der Bestäubung, wenn das Integument fest am Scheitel zusammenschliesst. Sie sind langgestreckt und führen mehr protoplasmatischen Inhalt als ihre Nachbarn, welche hingegen durch reichen Stärkeeinschluss ausgezeichnet sind. Eine (Taf. X, Fig. 19), meist die mittlere, oder auch mehrere (Taf. X, Fig. 20) der Mutterzellen, zerfallen nun in drei, wohl selten mehr, über einander liegende Zellen¹⁾. Die Uebereinstimmung dieses Vorganges mit demjenigen bei Angiospermen ist auffallend genug. Auf nächstfolgenden Zuständen sieht man dann aber, wie bei Angiospermen, die untere Zelle, sich vergrößernd, die beiden oberen verdrängen. Die Entwicklung des Embryosackes schreitet dann weiter rasch fort, er zerstört in dem Maasse, als er wächst, das Gewebe in seinem Umfang. Die Embryosack-Mutterzelle lag in der Insertionshöhe des Integuments (Taf. X, Fig. 21), der Embryosack ragt zur Zeit der Befruchtung mit seinem unteren Viertel etwa, tiefer in das Gewebe hinein.

Ganz ähnlich wie *Taxus* verhält sich *Ginkgo biloba*. Die Embryosack-Mutterzelle liegt in der Insertionshöhe der Integumente und ist anfangs eben so schwer zu erkennen. Die

¹⁾ Auch Hofmeister (vgl. Unters. p. 127) giebt schon an, „bei *Taxus* zeichnet sich eine kurze Reihe von meist drei Zellen des axilen Zellstranges des Eikerns vor ihren Nachbarinnen durch Grösse und reichen Inhalt aus.“ Vergl. auch seine Abbildungen Taf. XXXI, Fig. 2, 3, 6 u. 7.

Epidermis des Nucellus bleibt zum Unterschied von *Taxus* fast bis zur Blüthezeit intact, die subepidermoidale Schicht baut allein den Nucellus auf. Bei *Podocarpus chinensis* hingegen ist es vornehmlich die Epidermis, welche durch Vermehrung ihrer Zellen den Nucellus erzeugt.

Fast übereinstimmend mit *Taxus* ist auch die Entwicklung der Eichen bei *Thuja occidentalis*. Der obere Theil des Nucellus wird auch hier von der Epidermis, der tiefer gelegene von der ersten subepidermoidalen Schicht aufgebaut. Die Zellreihen führen am Grunde auf die Embryosack-Mutterzellen, die auch hier in der Insertionshöhe des Integuments liegen und von denen sich nur eine weiter entwickelt. Zum Unterschied von *Taxus* lockert sich hier aber, durch Quellung der Zellwände, das Gewebe im Umkreis des jungen Embryosacks, so dass derselbe während seiner Grössenzunahme von einer mehrfachen Schicht leicht zu trennender, mehr oder weniger desorganisirter Zellen umgeben erscheint.

Die Ovula der *Abietineen* sind in das Gewebe der Fruchtschuppe stark eingesenkt, daher ihr etwas abweichendes Verhalten. Es ist nicht eben leicht rein mediane Schnitte durch ganz junge Ovularanlagen bei diesen Pflanzen zu erhalten. Ich kam auf doppeltem Wege zum Ziele, einerseits indem ich die einzelnen Eichen unter dem Simplex durch zwei parallele Schnitte aus der Fruchtschuppe befreite und sie dann zwischen den Fingern zerlegte; andererseits indem ich auf gut Glück schräg durch ganze Zapfenanlagen, annähernd parallel der Richtung bestimmter Eichen schnitt.

Die Fig. 24, Taf. X zeigt uns eine Ovularanlage von *Larix europaea*, die ich Anfang März 1878 vor Beginn der Vegetation in absoluten Alkohol eingelegt hatte. Die Mutterzelle des Embryosacks ist bereits angelegt, ungeachtet das Integument sich eben erst zu erheben beginnt. Dieser Umstand, im Verein mit jenem, dass die Embryosack-Mutterzelle tiefer als die Insertion des Integumentes zu liegen kommt, bekräftigt meine vorhin aus-

gesprochene Meinung, dass das Eichen hier im Gewebe der Fruchtschuppe bedeutend eingesenkt sei. Die Integumente verdanken ihre Erhebung Theilungen in den subepidermoidalen Schichten (Taf. X, Fig. 24 rechts), aber auch gleichzeitigen Theilungen in der Epidermis. Letztere treten vornehmlich sofort in der von der Fruchtschuppe abgekehrten, stärkeren Integumenthälfte ein (Taf. X, Fig. 24 links). Auch die Epidermis auf dem Nucellus giebt alsbald ihre Selbständigkeit auf, doch zuvor war bereits die Embryosack-Mutterzelle durch Theilungen einer an die Epidermis grenzenden Zelle angelegt worden. Ihre Entwicklung liegt in Fig. 24, Taf. X noch klar vor. Die Embryosack-Mutterzelle fällt hier durch ihre Grösse und ihren Gehalt an Stärke sofort in die Augen. Ihr grosser Zellkern wird meist vollständig durch die Stärke verdeckt. In diesem Zustande hat die Embryosack-Mutterzelle den Winter zugebracht. Mehrere Embryosack-Mutterzellen neben einander fand ich hier nie, vielleicht aber nur weil die eine die andere frühzeitig verdrängt. Ueber der Embryosack-Mutterzelle sehen wir in Fig. 24 die Tapetenzelle. In diesem Falle war sie einfach, in anderen Fällen fand ich sie verdoppelt. Ueber der Tapetenzelle hat sich die Epidermiszelle bereits getheilt.

Bei eintretender Entwicklung im März sah ich die Stärke in der Embryosack-Mutterzelle schwinden und letztere theilte sich alsbald in eine obere, kleinere und untere, grössere Zelle (Taf. X, Fig. 25). Die Zahl der Tapetenzellen, so wie der angrenzenden Zellen hat sich dann ebenfalls vermehrt, die Epidermis des Nucellus hat weitere Theilungen erfahren, wodurch der Nucellus überhaupt mehr hervorgewölbt wurde. Die aus der Embryosack-Mutterzelle hervorgegangene kleinere, obere Zelle theilt sich hierauf noch einmal in zwei übereinander liegende, selten nebeneinander befindliche Zellen. In Fig. 25, Taf. X ist diese Zelle im Theilungszustand fixirt; man sieht eine Kernspindel in derselben. Die untere, grössere Zelle theilt sich hingegen nicht mehr. Dies bedingt eine freilich nur untergeordnete Differenz

gegen die Angiospermen, bei denen in Fällen, wo drei Zellen die Embryosack-Mutterzelle vertreten, die untere sich zwei Mal theilt. Dass aber Fig. 25 uns nicht einen Ausnahmefall vorführt, zeigt der Umstand, dass auch in anderen Fällen die erste Theilungswand der Embryosack-Mutterzelle unter den beiden oberen Zellen zu liegen kommt. Diese erste Wand ist aber hier wie bei Angiospermen daran zu erkennen, dass sie besonders lichtbrechend und quellbar ist (Taf. X, Fig. 26). In Fig. 27 ist der Nucellus noch höher geworden, der Embryosack hat an Grösse zugenommen. In Fig. 29, Taf. XI beginnt letzterer die beiden, über ihm befindlichen, bereits desorganisirten Schwesterzellen zu verdrängen. In Fig. 30, Taf. XI ist diese Verdrängung bereits vollendet, die beiden Schwesterzellen bis auf Spuren resorbirt. Um das weitere Wachsthum der Integumente zu veranschaulichen, habe ich das ganze Eichen, dem Fig. 27, Taf. X entnommen war, bei schwacher Vergrösserung in Fig. 28, Taf. X dargestellt. Fig. 32, Taf. XI zeigt uns aber das Ovulum auch noch in späterem Stadium, wo nämlich der Embryosack bereits von einer mehrfachen Schicht sich von einander lösender Zellen umgeben ist. Der Embryosack liegt innerhalb dieser Zellen, an Alkohol-Präparaten mit gefalteter Membran. Die Grenze bis zu der die Lockerung der umgebenden Zellen gehen soll, wird durch eintretende Theilungen frühzeitig markirt. Die gelockerten Zellen erscheinen nämlich von mehreren Schichten tafelförmiger Zellen umgeben.

Bei *Pinus silvestris* und *Pumilio* sind die Verhältnisse im Wesentlichen so wie bei *Larix*. Die Embryosack-Mutterzelle kommt auch durch Einsenkung des Ovulums tiefer als die Integumentinsertion zu liegen. Sie ist an ihrem Gehalt an Stärke ebenfalls kenntlich. Frühzeitig beginnt aber eine reichlichere Zellvermehrung in der Tapetenzelle und den ihr seitlich angrenzenden Zellen; hierdurch wird eine Art Cambium gebildet, das quer durch den Nucellus läuft und durch fortgesetzte Theilungen denselben aufbaut (Taf. X, Fig. 22). Der anwachsende Embryo-

sack wird auch hier von gegen einander, durch Quellung ihrer Wände, befreiten Zellen umgeben. Die Grenze bis zu welcher diese Auflösung geht, wird auch hier durch Bildung einer besonderen Zellschicht markiert. Der Embryosack liegt aber in Mitten der gelockerten Zellen (Taf. X, Fig. 23). Dieser Zustand wird bei den Pinus-Arten mit zweijähriger Samenreife welche ich untersuchte, bereits im ersten Jahre erreicht. In dem Zustande der Fig. 23, Taf. X etwa, überwintert das Ovulum, im nächsten Frühjahr wächst aber der junge Embryosack weiter, um schliesslich die ihn umgebenden, gelockerten Zellen völlig zu verdrängen und sich selbst zuvor noch mit Endosperm zu füllen. Hofmeister hat die befreiten Zellen, welche den Embryosack im ersten Jahre umgeben, für frei entstandene Endospermzellen gehalten, den Embryosack aber übersehen; da nun diese Zellen im nächsten Jahre verdrängt werden und sich der Embryosack nunmehr mit Endosperm füllt, so schloss Hofmeister hieraus auf eine zweimalige Bildung des Endosperms bei Coniferen mit zweijähriger Samenreife: das im ersten Jahre erzeugte Endosperm sollte aufgelöst und durch anderes ersetzt werden¹⁾. In Wirklichkeit schreitet aber bei Coniferen mit einjähriger wie mit zweijähriger Samenreife die Endospermbildung in derselben Weise fort. Die Wände des anwachsenden Embryosacks sind, in den Fällen wo er von lockeren Zellen umgeben ist, frühzeitig durch ihre auffallende Dicke ausgezeichnet.

Die Entwicklung der Eichen von *Ephedra campylopoda* habe ich schon früher beschrieben²⁾, jetzt kann ich meine damaligen Angaben noch durch Schilderung der Embryosackanlage vervollständigen. Die Eichen treten über dem obersten Blattpaare des Blüthensprösschens auf. Der Vegetationskegel des Sprösschens wird in der Richtung dieses Blattpaares breiter und geht alsbald, abgesehen von einigen Zellen am Scheitel, in der

¹⁾ Vergl. Untersuchungen p. 127, 128. 1851.

²⁾ l. c. p. 81.

Bildung der beiden Eichen auf ((Taf. XV, Fig. 40)). Diese Eichen erheben sich in den Achseln der beiden Blätter, unterscheiden sich aber gleich bei ihrer Anlage von vegetativen Achselknospen, denn die Epidermis geht in ihre Bildung ein ((Fig. 40)). Thatsächlich gehen hier die ganzen Eichen aus der Epidermis hervor, deren Nachkommen sich durch Periclinalen und Anticlinalen zu theilen fortfahren. Auch das äussere Integument erhebt sich alsbald im Umkreise des angelegten Höckers durch Vermittlung von Epidermistheilungen. Der Wall, den es bildet, steht im übrigen in ganz denselben Verhältniss zu dem inneren Höcker wie das Integument von *Taxus* zu seinem Nucellus. Der Integumentwall wird in der Folge stärker in den beiden inneren Winkeln der Anlagen. Es erklärt sich dies sehr einfach aus den gebotenen Raumverhältnissen ((Fig. 41, 42)). Wie sich das innere Integument hierauf bildet, zeigt meine frühere Fig. 45 ((Taf. XV)), aber auch noch die neue Fig. 33, Taf. XI. In letzterer Figur, so wie der Figur 34, Taf. XI ist die coaxiale Anordnung der Zellreihen bis zur Peripherie des Nucellus leicht zu verfolgen. Zur Zeit der Anlage des inneren Integuments wird auch die Mutterzelle für den Embryosack gebildet. Sie ist in der Fig. 33, Taf. XI bereits zu unterscheiden und eben in Theilung begriffen; in Fig. 34, Taf. XI sehen wir dieselbe in eine grössere untere und zwei kleinere obere Zellen zerlegt¹⁾.

Sehr eingehend habe ich die hier in Frage stehenden Vorgänge bei *Gnetum Gnemon* studirt. Meine Figur 35 a, Taf. XI zeigt bei schwacher Vergrösserung (25 Mal), den Längsschnitt durch eine junge Inflorescenzanlage. In der Achsel der drittobersten Cupula war, wie Fig. 35 b, Taf. XI bei stärkerer Vergrösserung (240 Mal) zeigt, die erste subepidermoidale Zellschicht bereits durch je eine pericline Wand halbirt. In der Achsel der fünften Cupula von oben waren die Theilungen innerhalb der

¹⁾ Die Zelle, die ich früher in Fig. 47 (l. c.) als Embryosackanlage markirt hatte, konnte eine solche nicht sein.

subepidermoidalen Schicht so weit vorgeschritten, als in Fig. 35 c, Taf. XI zu sehen. Wie schon früher hervorgehoben und die Fig. 35, Taf. XI zeigt, scheinen die Theilungen mehr in der Basis der nächst höheren als in der Achsel der nächst unteren Cupula zu erfolgen, doch verbleibt später nichts desto weniger die Anlage in der Achsel der tiefer anstossenden Cupula, während sie von der nächst oberen durch ein langes Internodium getrennt wird. Die geschilderten Theilungen in der subepidermoidalen Schicht führen zur Bildung des ringförmigen Walles, der die Eichen erzeugt und zwischen denselben lange vielzellige Haare.

Um über die erste Anlage des Ovulums sich orientiren zu können, muss man Schnitte schräg gegen junge Inflorescenzachsen so führen, dass diese Schnitte die Ovularanlage senkrecht treffen. Die Ovularanlagen treten nämlich, wie das die Raumverhältnisse verlangen, an der oberen Kante des axilen Ringes schräg nach aussen gerichtet hervor. Die Anlage beginnt mit periclinen Epidermistheilungen, welche aber sofort von gleich gerichteten Theilungen in der subepidermoidalen Schicht begleitet werden (Taf. XI, Fig. 36). Diese führen rasch zur Bildung eines kegelförmigen Höckers (Taf. XI, Fig. 37), an dem sich der Integumentwall alsbald zu erheben beginnt (Taf. XI, Fig. 38). Auffallend ist, dass nach den ersten Theilungen die Epidermis sich über der jungen Anlage consolidirt und auf dem Stadium der Fig. 38, Taf. XI bereits wieder ausgebildet erscheint. So hat denn die Fig. 38, Taf. XI die grösste Aehnlichkeit mit dem entsprechenden Stadium (Taf. XI, Fig. 16) von *Taxus baccata*. Diese Uebereinstimmung dauert fort auf den Stadien Fig. 40 u. 41, Taf. XI u. XII. Alle die genannten Figuren wurden durch tangential Schnitte (wie ich sie kurz nennen will) durch das Ovulum gewonnen, der radiale Schnitt durch dasselbe (Taf. XI, Fig. 39) zeigt, dass die Ausbildung des Integuments in tangentialer Richtung stärker als in radialer erfolgt. Aus dieser Figur ist auch die Stellung der Anlage am axilen Ringe deutlich zu sehen. Fig. 42, Taf. XII zeigt einen etwas älteren Zustand auf radialem

Längsschnitt bei schwacher Vergrößerung; Fig. 43, Taf. XII ebenfalls bei schwacher Vergrößerung die ganze Anlage zwischen den sie umgebenden Haaren. In Fig. 44, Taf. XII hat der Nucellus an Höhe zugenommen; die angedeutete Contur zeigt um wie viel der Integumentrand in tangentialer Richtung höher als in radialer ist. Die Epidermis am Integumentrande beginnt ihre Selbstständigkeit aufzugeben. In Fig. 45, Taf. XII haben die Theilungen in der subepidermoidalen Schicht am Nucellus für die Anlage des mittleren Integuments begonnen. Diese Anlage ist, wie wir sehen, eine wesentlich andere als diejenige des einzigen Integuments von *Taxus*. In Fig. 47, Taf. XII ist die Anlage des mittleren Integuments weiter vorgeschritten; wie schon früher erwähnt, ist dasselbe auf der Unterseite der Anlage zunächst etwas stärker. Die kräftige Streckung des Nucellus oberhalb der Insertion des äusseren Integuments hat zur Folge, dass die coaxialen Zellreihen sich jetzt in demselben sehr stark zeichnen. Die Anlage des inneren Integuments, ebenfalls durch subepidermoidale Theilungen, hat in Fig. 47, Taf. XII bereits begonnen; in Fig. 48, Taf. XII gliedert es sich weiter aus und erscheint bereits annähernd so weit wie das mittlere fortgeschritten. Auf diesen Zustand folgt alsbald die Anlage der Embryosack-Mutterzelle. In Fig. 51, Taf. XIII finden wir zum Beispiel die Zellen unter der Epidermis im Scheitel des Nucellus etwas gestreckt. Diese Streckung scheint eine Verdrängung einzelner darunter liegender Zellen oft zur Folge zu haben (Taf. XIII, Fig. 51). In Fig. 52, Taf. XIII haben sich bei weiterer Höhenzunahme des Nucellus diese Zellen getheilt. Die unteren sind nunmehr als Embryosack-Mutterzellen, die oberen als Tapetenzellen zu unterscheiden. In Fig. 53, Taf. XIII haben sich die Tapetenzellen getheilt, die eine Embryosack-Mutterzelle ist stärker entwickelt. Sehr schön ist Fig. 54, Taf. XIII in der drei Embryosack-Mutterzellen und die getheilten Tapetenzellen über denselben scharf hervortreten. Diese Figur zeigt gleichzeitig die fortschreitende Entwicklung der Integumente. Wie

in den vorigen Figuren aber auch besonders in dieser deutlich zu sehen, liegt die Basis der Embryosack-Mutterzellen etwas höher als die Insertion des inneren Integuments. Die Fig. 55, Taf. XIII zeigt die mittlere Embryosack-Mutterzelle in Theilung. In Fig. 56, Taf. XIII ist sie getheilt, eine Embryosack-Mutterzelle links verdrängt. Die Fig. 57, Taf. XIV, zeigt zwei junge Embryosäcke und die Verdrängung der über denselben liegenden je einen Schwesterzelle. In Fig. 58, Taf. XIV, hat ein junger Embryosack den benachbarten, die eigene und dessen Schwesterzelle verdrängt, die eigene Schwesterzelle liegt noch desorganisirt über ihm. Fig. 59, Taf. XIV führt uns einen ungewohnten Fall vor, rechts ist die obere Schwesterzelle des Embryosacks ausserordentlich lang. In Fig. 60, Taf. XIV haben sich rechts beide Schwesterzellen, links die obere Schwesterzelle, weiter zu Embryosäcken entwickelt. Fig. 61, Taf. XIV zeigt uns wieder den gewohnten Fall bei fortschreitender Entwicklung des Embryosacks. Uebrigens muss ich annehmen, dass, wo auch mehrere Embryosäcke zunächst ausgebildet werden, einer die anderen schliesslich doch verdrängt, wenigstens habe ich auf fortgeschritteneren Zuständen nie mehr als einen Embryosack gefunden. Eine solche thatsächliche Verdrängung eines benachbarten Embryosacks zeigt uns sehr schön Fig. 62, Taf. XIV. Die Figur 63, Taf. XIV habe ich der schwächer vergrösserten Fig. 64, Taf. XIV entnommen, sie zeigt den Embryosack bei bereits vorgeschrittener Entwicklung. Die Zellen im Umkreis des Embryosacks werden hier nicht zuvor gelockert, vielmehr unmittelbar durch den Embryosack verdrängt.

Auf dem Stadium der Fig. 52, Taf. XIII hatte auch bereits eine Theilung der Epidermiszellen am Scheitel des Nucellus begonnen. Diese schreitet rasch auf den folgenden Entwicklungszuständen fort und hat schon in den Figuren 59—62, Taf. XIV zu der Bildung einer Schicht von nicht unbedeutender Mächtigkeit geführt. Die Tapetenzellen und ihre Nachbarinnen theilen sich hier hingegen nur wenig (Taf. XIV, Fig. 61), können oft

auch schon frühzeitig verdrängt (Taf. XIV, Fig. 62) werden; bleiben hingegen meist auch auf späteren Stadien noch als solche erhalten (Taf. XIV, Fig. 63 die Zellreihen über dem Embryosack).

DEUTUNG DER WEIBLICHEN BLUETHE DER CONIFEREN UND GNETACEEN.

Auf Grund der vorliegenden Untersuchungen bin ich zu dem Resultat gelangt, dass die von mir früher als Fruchtknoten bezeichneten Gebilde bei Coniferen und Gnetaceen nackte Eichen sind.

Diese Eichen besitzen bei Coniferen nur ein Integument, bei Taxaceen häufig ausser diesem noch einen Arillus, bei Gnetaceen zwei (*Ephedra*, *Welwitschia*) oder selbst drei (*Gnetum*) Integumente.

Die Entwicklungsgeschichte und der Vergleich weisen darauf hin, dass die äussere Hülle des Gnetaceen-Eichens, der einzigen des Coniferen-Eichens homolog sei. Dass eine Vermehrung der Integumente aber stattfinden kann, das zeigt innerhalb der Gnetaceen selbst am besten das Verhältniss von *Welwitschia* und *Ephedra* mit nur zwei Integumenten, zu *Gnetum* mit drei Integumenten.

Der freie Theil des Nucellus oberhalb der Insertion des einzigen Integuments bei Coniferen, des innersten Integuments bei Gnetaceen, zeigen freilich oft besonders auffallende Aehnlichkeiten in der Anordnung ihrer Elemente. Daraus etwa zu schliessen, dass erst die innerste Hülle des Gnetaceen-Ovulums der einzigen des Coniferen-Ovulums entspricht, wäre sicher nicht gerechtfertigt; die Uebereinstimmung oberhalb der einzigen respective der obersten Hülle rührt eben daher, dass jetzt erst der Nucellus in beiden Fällen frei wird, zur Bildung der Geschlechtszellen schreitet und sich rasch zu verlängern beginnt.

Die Eichen stehen rein terminal auf dem Achsenscheitel bei

Taxus, irgend ein Verhältniss des Eichens zu dem letzten Blattpaare des Sprösschens ist nicht zu entdecken und liegt auch sonst keinerlei Grund vor, dieses letzte Blattpaar als Fruchtblätter anzusprechen¹⁾.

Die terminale Stellung der Eichen ist nicht minder evident bei *Torreya nucifera*.

Bei *Taxus* und *Torreya* schliessen die Ovula beblätterte Secundansprösschen ab, bei *Cephalotaxus* sind die Secundansprösschen auf die Ovula reducirt.

Ich folgere hieraus nicht mehr auf die Knospennatur der Eichen, glaube vielmehr mit einiger Wahrscheinlichkeit bei *Cephalotaxus* das Schwinden der Secundansprösschen bis auf die zu denselben terminalen Ovula annehmen zu können.

Bei *Ginkgo* möchte ich das die Eichen tragende Achselproduct mit einer kleinen zweiblüthigen Inflorescenz am Zapfen von *Cephalotaxus* vergleichen, nur dass dieses Achselproduct bei *Ginkgo* gestielt ist und öfter mehrblüthig wird.

Bei den *Podocarpeen* sind die fertilen Sprösschen letzter Ordnung ebenfalls blattlos und entweder auf ihr Ovulum reducirt (*Phyllocladus*), oder mit einem kürzeren (*Dacrydium*), oder längeren (*Podocarpus*) Stiel versehen. Mit der Längenzunahme des Stiels ist ein Umschlagen dessen oberen Endes verbunden, wodurch das Ovulum schräg gegen den Stiel gerichtet (*Dacrydium*) wird, oder völlig an demselben umgeschlagen erscheint (*Podocarpus*). Im letzteren Falle ist das Ovulum einseitig mit dem Stiel verwachsen und erhält das Ganze den Habitus eines anatropen Ovulums (*Podocarpus*). Der axile Stiel des Ovulums ist mit dem Deckblatt entweder völlig verwachsen (*Dacrydium*) oder mehr oder weniger gegen dasselbe frei (*Podocarpus*).

Wie die *Podocarpeen* möchte ich auch die *Araucarieen*

¹⁾ Ich nehme hier also ein achsenständiges Ovulum ohne Fruchtblatt an, ungeachtet Celakovsky der Meinung ist (*Flora* 1874, p. 232), dass es Eichen ohne Carpelle nicht giebt.

deuten und zwar die Gattung *Araucaria* ganz wie *Podocarpus*. Die Fruchtschuppe der *Araucaria* scheint mir nämlich aus der Verwachsung eines axil gestielten, an seinem Stiele umgeschlagenen Eichens mit dem Deckblatte entstanden zu sein; ebenso ist, denke ich, *Dammara* zu deuten, bei *Cunninghamia* liegt hingegen die Verwachsung einer kleinen, mehrblüthigen Inflorescenz umgeschlagener Eichen mit dem Deckblatte vor. Bei *Dammara* und *Cunninghamia* sind die Eichen mit ihren axilen Stielen, resp. also auch der Fruchtschuppe nicht verwachsen. Diese Deutung der *Araucarieen* scheint mir durch vergleichende Untersuchungen geboten zu sein, die anatomischen Verhältnisse geben hingegen nur noch wenig Anhaltspunkte für die Orientirung ab, es dürfte hier jedenfalls eine phylogenetisch sehr alte und daher sehr vollständige Verschmelzung der Theile vorliegen.

Bei den *Abietineen* bin ich geneigt, die freie Fruchtschuppe für ein abgeflachtes axiles Gebilde zu halten, das ebenfalls nach innen umgeschlagen ist und daher die Ovula in umgekehrter Richtung trägt. Dieses Umschlagen der Fruchtschuppe ist entwicklungsgeschichtlich zu verfolgen; aus dem Umstande aber, dass die Fruchtschuppe zwei Eichen trägt, scheint mir zu folgen, dass in ihr die axilen Theile einer kleinen zweiblüthigen Inflorescenz, aus einem Primansprösschen und zwei Secundansprösschen bestehend, vertreten sind. Wir haben uns etwa eine solche kleine zweiblüthige Inflorescenz wie bei *Cephalotaxus* zu denken, aber mit starker schuppenartiger Entwicklung des die Eichen tragenden axilen Theiles auf seiner Aussenseite und einer hierdurch veranlassten Umkehrung der Eichen und Verwachsung derselben mit dem sie tragenden Gebilde.

Ein solches Deuten der *Abietineen* aus den *Taxineen* heraus ist auch viel naturgemässer als das umgekehrte, da die *Taxineen* paläontologisch viel älter sind als die *Abietineen*.

Im axilen Stiele der das Eichen von *Podocarpus* trägt, verlaufen aber die Gefässbündel mit nicht anders orientirten Tracheen, als in der Fruchtschuppe der *Abietineen*. Bei *Cephalo-*

taxus würden sie bei Auswachsen des axilen Trägers der zweibluthigen Inflorescenz auch nicht anders gestellt sich zeigen, treten sie doch sogar mit nach aussen gekehrten Tracheen in das Integument des Eichens.

Nicht wesentlich anders als die Abietineen dürften sich die Sciadopityeen verhalten, die Mehrzahl der Blüthen bei denselben wäre vielleicht wie bei mehrbluthigen Araucarien zu erklären; die leicht zu verfolgende Verwachsung der Fruchtschuppe mit dem Deckblatte hätte an der Deutung selbstverständlich nichts zu ändern.

Völlig verschmolzen mit dem Deckblatte ist die Fruchtschuppe der Cupressineen und Taxodineen, doch in ihrem getrennten Gefässbündelsysteme leicht nachzuweisen. Die Blüthen stehen bei diesen Pflanzen theilweise aufrecht an der Basis der Fruchtschuppe, theilweise sind sie auf dieselbe hinaufgerückt und dann mehr oder weniger umgelegt. Wo nur eine Blüthe in der Mediane der Fruchtschuppe steht, oder deren zwei von der Fruchtschuppe getragen werden, sind die Verhältnisse leicht in dem hier vertretenen Sinne zu deuten; wenn sehr viele Blüthen auftreten, wie bei Cupressus, will ich es dahingestellt lassen, ob ein stark verzweigtes auf einen verschmolzenen, gemeinsamen, axilen Theil und die Eichen reducirtes Sprosssystem vorliegt, oder ein System von Beiknospen, respective direct adventiv hinzugekommener Ovula. Dass die Ovula den zweilippigen Rand ihrer Hülle überall median zur Zapfenachse stellen, kann für die Deutung nicht mehr in Betracht kommen, da wir annehmen, dass die Ovularhülle hier Integument ist. Die mediane Stellung der Lippen der Integumente wird sicher nur durch die Raumverhältnisse geboten.

Bei den Gnetaceen (mit Ausnahme von *Ephedra altissima*) nehme ich, wie bei verschiedenen Taxineen, die mehr oder weniger vollständige Reduction des fertilen Sprösschens auf sein Ovulum an. Bei *Ephedra campylopoda* findet man an Stelle zweier secundaner Achselsprösschen nur je ein Eichen vor; bei *Ephedra altissima* schliesst das Eichen hingegen direct ein

Primansprösschen ab. Bei *Welwitschia* findet sich unter dem achselständigen Eichen ein Podium, das ich als Achsengebilde auffassen möchte, ebenso wie den achselständigen Ring bei *Gnetum*. Ob nun die zahlreichen Blüten bei letzterer Gattung auf complicirte Zweigsysteme oder auf reducirte Beiknospen oder direct auf adventive Ovularbildungen zurückzuführen sind, lasse ich dahingestellt. Für die Annahme reducirter Sprösschen liesse sich anführen, dass *Gnetum* überhaupt so sehr zur Bildung von Beiknospen neigt, und dass nicht selten in den Achseln des untersten deutlich zweiblättrigen Wirtels der Inflorescenz die Stelle einzelner Eichen oft durch ganze Sprosse vertreten wird.

Die Auffassung, dass die Eichen der Coniferen und Gnetaceen eben so viele selbständige Sprosse vertreten, brachte es aber mit sich, dass ich im Texte so oft den Ausdruck Blüthe hier gleichbedeutend mit Eichen gebraucht habe. Ich that es oft nur der grösseren Bequemlichkeit des Ausdrucks halber und will durchaus nicht auf so weite Fassung des Blütenbegriffs bestehen. Dem Einwand aber, dass der Ausdruck Blüthe auch auf jedes Sporangium angewendet werden könnte gegenüber, betone ich nochmals, die von mir bei Coniferen und Gnetaceen angenommene Vertheilung der Eichen auf besondere Sprosssysteme.

Die Eichen der Gymnospermen sind nicht selten, mehr oder weniger tief, in ihren Träger eingesenkt, namentlich muss dies bei den Eichen der Abietineen auffallen. Aber selbst auch in den Fällen, wo das Eichen frei ausgegliedert ist, lässt sich an demselben schwer die Trennung in Funiculus und Nucellus durchführen. Will man die Basis der Embryosackanlage als untere Nucellargrenze betrachten, so wären die Eichen der Coniferen ohne Funiculus, ja bei Abietineen der Nucellus sogar in den Träger versenkt; bei Gnetaceen hingegen wäre ein Funiculus vorhanden. Annähernd zu demselben Resultate kommt man bei Gnetaceen, wenn man die Insertionshöhe des inneren Integuments als untere Nucellargrenze gelten lässt; dann gewinnt

der Nucellus noch einige unter der Embryosackanlage gelegene Zellen. Bei Coniferen würde, bei Annahme der Integumentinsertion als Nucellargrenze, die Embryosackanlage oft eben in jener Grenze, hin und wieder etwas höher, öfters auch etwas tiefer (vornehmlich bei Abietineen) gelegen sein. Der Embryosack hält sich bei seiner weiteren Entwicklung nicht an alle diese Grenzen und ragt bei Coniferen bis in den axilen Träger, bei Gnetaceen weit in den vorhin unterschiedenen Funiculus hinein. Das Gefäßsbündel, das in die Eichen tritt, endet bei Coniferen wie bei Gnetaceen in einiger Entfernung unterhalb der Embryosackanlage. Bei Coniferen liegt diese Stelle somit tiefer als die innere Insertion des einzigen Integuments, bei Gnetaceen um so viel tiefer etwa unterhalb der Insertion des inneren Integuments.

MISSBILDUNGEN.

Gegen die Deutung der Fruchtschuppe der Abietineen als abgeflachter Achse soll aber die Missbildung sprechen und beweisen, dass diese Fruchtschuppe aus zwei mit ihren inneren Rändern verwachsenen Blättern gebildet sei.

Die Eichen der Abietineen sollen blattbürtig auf dem Rücken der beiden die Fruchtschuppe bildenden Blätter sein ¹⁾.

Ich kannte solche Missbildungen schon aus früherer Anschauung, ich nahm deren Untersuchung jetzt von Neuem vor.

Zunächst wandte ich mich an durchwachsene Zapfen der Fichte (*Picea vulgaris*), die ich Gelegenheit hatte, vor einigen Jahren im botanischen Garten zu Upsala zu sammeln. Sie stammen von denselben zur Hecke verschnittenen Bäumen, welchen Oersted ²⁾ das Material zu seinen Untersuchungen ver-

¹⁾ Stenzel, Beobachtungen an durchwachsenen Fichtenzapfen. Nova Acta d. ks. L. C. D. A. d. N. Bd. XXXVIII, Nr. 3. 1876, Eichler, Flora p. 392. 1876.

²⁾ Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistoriske Forening i Kjöbenhavn. N. 1—2 for Aaret 1864.

dankte, und welche auch jetzt noch alljährlich zahlreiche, verbildete Zapfen tragen. Es finden sich alle Mittelformen zwischen normalen Zapfen einerseits und normalen vegetativen Zweigen andererseits. Unvermittelte Durchwachsungen am Scheitel sonst nicht veränderter Zapfen, wie man sie so leicht bei *Larix* beobachten kann, und wie sie Stenzel auch an den Fichten des Riesengebirges finden konnte, habe ich an den Upsaler Exemplaren nicht gesehen, wohl aber bestand die Verbildung im Allgemeinen in einer mehr oder weniger vorgeschrittenen Streckung des ganzen Zapfens zum vegetativen Sprosse. Oersted's Figuren 10 und 1 geben uns eine richtige Vorstellung von diesem Vorgang und ich nehme sie daher in meine Tafel als Fig. a und b, Taf. XV auf.

Der einfachste Fall der Verbildung der Fruchtschuppe bestand in deren Spaltung in zwei Hälften. Die Spaltung konnte tiefer oder weniger tief sein (Taf. XV, Fig. 3, 7, 8) und mit einer mehr oder weniger ausgeprägten Auswärtsdrehung der Innenfläche der Fruchtschuppe verbunden sein (Taf. XV, Fig. 8). Zu den beiden Hälften der Fruchtschuppe konnte in manchen Zapfen auch noch eine dritte äussere (vordere) Schuppe hinzukommen (Taf. XV, Fig. 2, 4, 6). Diese dritte Schuppe war entweder schmal und dann meist rinnenförmig gebogen, oder, bei starker Divergenz der beiden Fruchtschuppenhälften, auch flach und ebenso wie letztere entwickelt (Taf. XV, Fig. 6). In einem Falle (Taf. XV, Fig. 4) war die dritte Schuppe als kleines Blättchen ziemlich tief an der Aussenseite der Fruchtschuppe inserirt und erreichte mit ihrem Rande kaum den Einschnitt derselben; auf dem etwas über der unteren Insertionsstelle der dritten Schuppe geführten Querschnitte zeigte sich diese Schuppe mit einer der beiden Fruchtschuppenhälften seitlich verwachsen. Die Eichen konnten hierbei in ihrer ursprünglichen Lage geblieben sein (Taf. XV, Fig. 3) oder sich mehr oder weniger emporgerichtet haben (Taf. XV, Fig. 2, 4, 8); sie zeigten nur noch selten normalen Bau, gewöhnlich war der Nucellus verschrumpft und das

Gebilde mehr oder weniger auf sein Integument reducirt. In extremen Fällen waren vom Nucellus nur noch Spuren vorhanden, während das Integument einseitig mehr oder weniger aufgeschlitzt war und so blättchenartig wurde. Die Eichen konnten aber auch vollständig schwinden oder auch nur in Gestalt unförmlicher Höcker vertreten sein (Taf. XV, Fig. 6, 7). Blieben bei der Aussendrehung der Fruchtschuppenhälften die Eichen oder Rudimente derselben erhalten, so standen sie nun deutlich aussen in der Mediangegend, oberhalb der Basis dieser Hälften inserirt. Nur ein merkwürdiger Fall (Taf. XV, Fig. 5) ist mir vorgekommen, in welchem die relativ nur ganz wenig getheilte Fruchtschuppe zwei aufrechte Eichen übereinander in ihrer gemeinsamen Mittellinie trug. Die Structur der Eichen war so gut erhalten, dass an deren Natur nicht gezweifelt werden konnte. Ich habe in der Figur das untere Ovulum umgeschlagen gezeichnet, um die Insertionsstelle beider zeigen zu können. In sonstigen ungewohnten Fällen sind von Anderen, bei gespaltener Fruchtschuppe, die Eichen auf der Innenseite der getrennten Hälften gefunden worden¹⁾. — Auch wo die Eichen völlig schwanden, hatten sich oft noch die Flügel derselben entwickelt und liessen sich auf älteren Zuständen von der Aussenseite der Fruchtschuppenhälften leicht abheben.

Wie wir sehen, stimmen diese Angaben nun durchaus mit denjenigen von Stenzel überein.

Man kann sich leicht vorstellen, wie bei fortschreitender Durchwachsung, je nach der stärkeren oder schwächeren Aussendrehung der Fruchtschuppenhälften, je nach der stärkeren oder schwächeren Ausbildung des medianen Abschnittes, die Knospe auf der Innen- oder Aussenseite der Fruchtschuppe zu stehen kommt. Beides ist beschrieben worden.

Die Upsaler Zapfen boten weitere instructive Fälle der Durch-

¹⁾ Caspary, De Abietinearum floris feminei structura morph. 1861. Braun bei Stenzel p. 319.

wachung nicht. Entweder waren es immer wieder Zustände, wie die bereits beschriebenen, oder fast schon normale Knospen in den Achseln meist nadelförmig ausgebildeter Deckblätter; es stand mir aber noch das frühere, interessante Material der *Tsuga Brunoniana* Carr. zur Verfügung, und an diesem nahm ich meine Untersuchungen wieder auf.

Bei genannter Pflanze waren einfach gespaltene Fruchtschuppen in den durchwachsenen Zapfen nur selten; fast immer gesellte sich zu den beiden lateralen Lappen noch ein medianer äusserer (vorderer) und hin und wieder auch noch ein medianer innerer (hinterer) (Taf. XV, Fig. 9 a und b, 11, 12). Die Knospe erscheint, wenn sie sich als solche weiter entwickelt, über dem Grunde der durchwachsenden Fruchtschuppe, und zwar fand ich sie bei *Tsuga Brunoniana* in Folge der stets erfolgenden, kräftigen Entwicklung des medianen Aussenlappens, immer auf der Innenseite der Fruchtschuppe. War ausser dem medianen Aussenlappen auch noch ein medianer innerer in derselben Weise kräftig entwickelt (wie in Fig. 9, 11, Taf. XV), so stand die Knospe zwischen beiden, war aber in solchen Fällen frühzeitig abgestorben. Bei kräftig durchwachsenden Knospen bleibt hier der mediane Innenlappen in der Entwicklung hinter dem äusseren zurück (Taf. XV, Fig. 13 a), ja auch die folgenden Anlagen pflegen an der Innenseite der Knospe kleiner zu sein, ja sie werden oft nur durch Höcker an der Knospenachse markiert (Fig. 10 a, 14, Taf. XV). Die beiden seitlichen Lappen der Fruchtschuppe erfahren dieselbe Drehung wie bei *Picea*, wodurch ihre ursprüngliche Innenfläche zur morphologischen Rückenseite wird (Taf. XV, Fig. 15). Dabei haben sich auch ihre inneren Ränder aus dem Körper der Fruchtschuppe mehr oder weniger herausgelöst und zeigen sogar eine Tendenz, sich nach der Rückenfläche hin zusammenzulegen (Taf. XV, Fig. 10 a rechts, auch 14, 15 a). Der mediane Aussenlappen pflegt sich dann ganz besonders von den beiden lateralen abzuheben (Taf. XV, Fig. 10 b). Die normale Fruchtschuppe führt bei *Tsuga Brunoniana* nur auf ihrer Rücken-

seite Spaltöffnungen, die beiden lateralen Lappen sowohl auf ihrer morphologischen Bauch- und Rückenseite, es sei denn, dass diese Aussenseite noch von den zu den Eichen gehörenden Flügeln bedeckt ist. Die beiden lateralen Lappen sind auch in Fällen hochgradiger Durchwachsung noch ziemlich hoch hinauf dem medianen Lappen und der Knospenachse mit ihren Bauchseiten angewachsen; völlig frei bis an die Basis habe ich sie nie beobachtet. — Die Eichen werden bei *Tsuga Brunoniana* entweder gar nicht an den verbildeten Fruchtschuppen angelegt, oder sie lassen sich noch auf der Rückenseite der beiden Fruchtschuppenhälften erkennen. Dabei fand ich hier, zum Unterschied von *Picea*, den Nucellus, freilich nur als zugespitzten, stets aufrechten Höcker, länger als das Integument erhalten (Taf. XV, Fig. 10 a, 14, 15 a). Oft steckte der Nucellus wie in einer Tasche (Fig. 14), an deren Bildung sich der nach aussen geschlagene Rand der Fruchtschuppe beteiligen konnte (Taf. XV, Fig. 15 a)¹⁾.

Nach alledem habe ich meine früheren Angaben über die durchwachsenen Zapfen von *Tsuga Brunoniana* in einigen Punkten zu corrigiren; die jetzt gewonnenen Resultate stimmen im Wesentlichen mit den bei *Picea* erhaltenen überein.

Ich versuchte nun auch den Gefässbündelverlauf in den durchwachsenen Schuppen zu verfolgen. Zur Untersuchung wählte ich vornehmlich solche Fruchtschuppen, wie die in Fig. 10 und 13, Taf. XV, aber auch solche, wie die in Fig. 9 u. 11, Taf. XV abgebildeten. Aus der Rhachis des Zapfens sieht man ein Gefässbündel in das Deckblatt und zwei, zu einem nach unten offenen Hufeisen, mit einander verschmolzene Bündel in die Fruchtschuppe treten (Fig. 16). Deckblatt- und Fruchtschuppen-Bündel kehren sich die Tracheen zu. Bald werden in dem inneren, vom Hufeisen umfassten Gewebe, zwei dunklere Flecke sichtbar (Taf. XV, Fig. 17, 18), sie markiren sich stärker auf den folgenden Querschnitten und sind alsbald als zwei Ge-

¹⁾ Vergl. auch Stenzel, l. c. p. 329.

fässbündel zu erkennen. Das Hufeisen öffnet sich gleichzeitig mehr und mehr. Die beiden Bündel nähern sich dessen innerer Fläche und verschmelzen sowohl mit dieser als auch öfters seitlich unter einander (Taf. XV, Fig. 20). Sie sind äussere Ausbuchtungen des das Hufeisen bildenden Gefässbündelbogens und dass sie zuerst sich getrennt von jenem zeigen, beruht, wie Längsschnitte zeigen, auf dem Umstand, dass der genannte Bogen sich nicht allein nach aussen, sondern auch nach unten hervorwölbt. So treffen denn die Querschnitte zuerst auf die untere Ausbuchtung der Bündel. Der ursprünglich hufeisenförmige Bogen zeigt nun in den meisten Fällen weitere Bilder wie Fig. 21, Taf. XV eins darstellt. Dann trennt sich der innere Theil der Figur zu einem besonderen Bündelkreise ab (Taf. XV, Fig. 24), während der äussere einen offenen Bogen für sich bildet. Der innere Kreis repräsentirt nun das Bündelsystem der Knospenachse, der äussere Bogen das Bündelsystem der beiden lateralen und des medianen Fruchtschuppenlappens. Der Bündelkreis richtet seine Tracheen gegen die gemeinsame Mitte, die Bündel des offenen Bogens kehren ihre Tracheen, wie zuvor das Hufeisen, dem Deckblatte zu. In manchen Fällen erfolgt die Lostrennung der Bündel der Knospenachse von denjenigen der Fruchtschuppe in weniger regelmässiger Weise: so wie es die Figuren 22 und 23, Taf. XV zeigen. Sehr bald nach Befreiung der Fruchtschuppenbündel giebt der Bündelkreis der Knospe ein medianes Bündel nach innen ab (Taf. XV, Fig. 25, 26, 27). Daraus geht also hervor, dass der äussere Bündelbogen die beiden lateralen Bündel des ersten Blattpaares, respective auch das Bündel für das äussere mediane Blatt, bereits zu vertreten hat. Es besteht aber eine Disproportionalität der Grösse zwischen diesem Bündelbogen und dem Bündelkreis der Knospe, so zwar, dass letzterer dem ersteren und nicht umgekehrt, zu entspringen scheint. Auch bleiben in dem mittleren, aus der Fruchtschuppe hervorgehenden Lappen die Bündel mit den Tracheen nach aussen gekehrt, während sie in einem medianen äusseren

Blatte ihre Tracheen nach innen kehren müssten, hingegen kommen die Bündel, welche den Seitenlappen der Schuppe zufallen, durch die beschriebene Drehung dieser Lappen in eine Blattbündeln gemässe Lage. — Das mediane, innere Bündel, welches von der durchwachsenden Knospe abgegeben wird, tritt alsbald in eine kleine Schuppe. Diese Schuppe kann, wie schon früher erwähnt, sich auch so stark entwickeln, dass sie ein vollständiges Gegenstück zu dem äusseren Lappen bildet; sie hat aber stets nur ein Bündel aufzuweisen, das, so wie es sich gehört, seine Tracheen der Knospenachse zukehrt. Auf das mediane Bündel folgt, von dem Bündelkreis der Knospe aus, ein transversales Bündelpaar (Taf. XV, Fig. 28, 29) und auf dieses, soweit die Knospe sich noch nicht erschöpft hat, weitere Bündel einzeln in schraubiger Aufeinanderfolge.

Wie ich vorhin schon hervorhob, haben die von mir beobachteten Missbildungen die Richtigkeit der Stenzel'schen Angaben bestätigt. Trotzdem kann ich mich nicht den auf diese Missbildungen basirten Folgerungen anschliessen. Vielmehr haben mich diese Missbildungen in der Auffassung, die ich mir von der Bedeutung der Missbildungen überhaupt, bei Angiospermen-Eichen gebildet hatte, nur bekräftigt. Betrachtet man nämlich unbefangen alle die hier vorgeführten Zwischenformen zwischen der Fruchtschuppe und einer gewöhnlichen vegetativen Knospe, so geht aus denselben nur so viel hervor: dass hier zwei Bildungskräfte gegen einander ankämpfen, die eine ist bemüht eine normale Fruchtschuppe, die andere eine vegetative Knospe zu erzeugen und dass je nach dem Vorwiegen der einen oder der anderen Kraft die Missbildungen diesen oder jenen Habitus erhalten.

Ich will damit durchaus nicht gesagt haben, dass die Fruchtschuppe nicht aus einem beblätterten vegetativen Zweige hervorgegangen sei, ich nehme das vielmehr an, doch die Missbildung ist durchaus nicht bemüht, in diese vergangenen Stadien zurückzuschlagen, sondern einfach eine vegetative Knospe an Stelle

der Fruchtschuppe zu setzen. Dieser vegetativen Knospe passen sich die in anderer Richtung gleichzeitig fortschreitenden Bildungen an, so dass letztere zu ihr in das mehr oder weniger ausgeprägte Verhältniss von Blättern treten. Man kann aus diesem Verhältniss aber eben so wenig auf die Blattnatur der vorliegenden Fruchtschuppe schliessen, als auf die Knospennatur des Compositen-Eichens oder des Isoëtes-Sporangium, aus dem unmittelbaren Auswachsen der ganzen Anlage in eine vegetative Knospe.

Wie die beiden Entwicklungsvorgänge in der durchwachsenden Abietineen-Fruchtschuppe gegen einander ankämpfen, sich andererseits auch zu einander fügen, das zeigt besonders schön der Gefässbündelverlauf. Das Bündelsystem der Knospe gliedert sich aus demjenigen der Fruchtschuppe heraus; die Schuppe spaltet sich, ihre Seitenlappen suchen ihre Tracheen durch Drehung der Knospenachse zuzuwenden; nur der äussere Mittellappen kann eine solche Drehung nicht ausführen, er behält, wie sonst die gesammte Fruchtschuppe, seine Tracheen auf der Aussenseite.

Der günstigste Ort für die Anlage der Knospe dürfte bei Durchwachsung annähernd stets der nämliche sein, und auf diese Weise gewisse, oft wiederkehrende Veränderungen der Fruchtschuppe bestimmt werden. Das Bestreben die Fruchtschuppe in die Blattbildung hereinzuziehen, hat eine Spaltung der Anlage zur Folge und eine Drehung der Lappen, die nur auf diese Weise ihre Tracheen der Knospenachse zuwenden können.

Durch eine Drehung der seitlichen Lappen werden die von denselben getragenen Eichen, so weit sie noch vorhanden, in eine rückenständige Stellung gebracht.

Ich kann nach dem Gesagten auch den an der Abietineen-Fruchtschuppe beobachteten Durchwachsungen nicht eine atavistische Bedeutung beilegen. Meine Deutung der Abietineen-Fruchtschuppe bleibt also auch unberührt von denselben. Diese Deutung war bestimmt worden durch vergleichend morphologische

Gesichtspunkte. Mit Hilfe derselben gelang es, die weiblichen Blüthen der Coniferen und Gnetaceen unter gemeinsame Gesichtspunkte zu bringen, während der Vergleich der Abietineen und Taxineen unmöglich werden würde, bei Annahme blattbürtiger, rückenständiger Ovula bei den ersteren.

DIE MAENNLICHEN BLÜETHEN DER CONIFEREN UND GNETACEEN.

Ich habe dieselben bis jetzt ganz ausser Acht gelassen, erstens: weil deren morphologische Natur sicher steht, zweitens: weil sie mir nicht geeignet scheinen, Licht über die morphologische Natur der weiblichen Blüthen zu verbreiten.

Die Antherenfächer stehen bei Coniferen auf der Rückseite der Blätter, während die Eichen auf axilen Gebilden inserirt sind. Die Antheren werden von Blättern getragen, welche, in nicht selten bei Abietineen beobachteten, androgynen Zäpfchen, die Fruchtschuppen in ihrer Achsel bergen. Die beiden Gebilde sind daher gar nicht mehr direct zu vergleichen, ihr hypothetischer gemeinsamer Ursprung liegt ganz weit zurück.

Aber auch die auf das Ovulum reducirten weiblichen Blüthen der Gnetaceen scheinen mir nicht mit den männlichen Blüthen dieser Pflanzen vergleichbar zu sein. Nur bei Welwitschia möchte ich jetzt das fruchtknotenähnliche Organ in der männlichen Blüthe für homolog dem Eichen halten. Ich weiss nämlich nicht, wo sonst ein solcher, einziger Fall der Fruchtknotenbildung bei Gymnospermen herkäme. Das fragliche Organ ist bekanntlich rudimentär und giebt nur wenig Anknüpfungspunkte für die Deutung. Die merkwürdige narbenähnliche Ausbreitung am Scheitel spricht für eine Anpassung des Integumentrandes an den Insectenbesuch ¹⁾).

¹⁾ Zur männlichen Blüthe von Welwitschia möchte ich noch bemerken, dass ich jetzt mit Mac Nab im Androeceum derselben nur einen einzigen

VERGLEICH MIT DEN CYCADEEN.

Nach den letzten Arbeiten von Eichler¹⁾, Braun²⁾ und Warming³⁾ lässt sich an die Gymnospermie der Cycadeen nicht mehr zweifeln. Dieser Nachweis bestimmte aber auch sehr meine Deutung des Coniferen-Ovulum. Denn die Homologie der Hülle um Cycadeen- und Coniferen-Eichen liegt klar vor. Warming konnte zwar die jüngsten Zustände der Ovular-Anlage bei Cycadeen nicht beobachten, doch was er sah, spricht für eine völlige Uebereinstimmung der Entwicklung mit dem Coniferen-Eichen. Der Mikropylrand der *Zamia*- und *Ceratozamia*-Eichen zeigt unregelmässige Einschnitte, die mit den zweilippigen Einschnitten der Coniferen-Eichen zu vergleichen sind, hier aber sicher nicht auf die Zusammensetzung aus entsprechend vielen Blättern hinweisen können. Die abweichende Zahl der Einschnitte dürfte aber durch die ganz anderen Raumverhältnisse während der Entwicklung bedingt sein. Warming hat die Mutterzellen des Embryosacks erst auf späteren Entwicklungsstadien erkannt, ich glaube annehmen zu dürfen, dass dieselben hier einen ähnlichen Ursprung wie bei Coniferen haben. Der Nucellus ist übrigens, der Stellung der Embryosackanlage nach zu urtheilen, hier ähnlich tief in das Integument wie bei Abietineen eingesenkt, das ganze Ovulum aber relativ frei ausgegliedert, so dass man deren unteren Theil, unterhalb der Embryosackanlage, sehr wohl als Funiculus ansprechen könnte.

Der grosse Unterschied zwischen den Coniferen und Gnetaeen einerseits und den Cycadeen andererseits besteht aber darin,

transversalen, zweigliedrigen Quirl annehme, dessen beiden Glieder durch Spaltung je drei Stamina bilden. (Mac Nab in Transactions of the Linnean Society of London. Vol. XXVIII. p. 508. 1873.

¹⁾ Blüthendiogramme p. 54. 1875.

²⁾ Monatsber. d. kngl. Akad. d. Wiss. 1875. p. 241.

³⁾ Oversigter over d. k. D. Vidensk. Selsk. Forh. 1877.

dass bei ersteren die Eichen von Achsenorganen, bei letzteren von Blattorganen getragen werden; dass übrigens auch bei Angiospermen die Eichen auf der Achse stehen können, haben wir zu zeigen gesucht. Zwischen der Stellung des Ovulum bei *Taxus* und bei *Polygonum* ist ein wesentlicher Unterschied nicht vorhanden.

ENDOSPERMBILDUNG.

Das Endosperm aller Gymnospermen soll durch freie Zellbildung entstehen. Doch giebt bereits Hofmeister an, dass im Embryosack von *Taxus* die Kerne nicht alle gleichzeitig auftreten¹⁾. Der Kern des Embryosacks soll nach ihm frühzeitig aufgelöst werden. In Wirklichkeit theilt er sich und eben so auch seine Nachkommen. Da hier aber wieder alle Kerne a tempo die Theilung ausführen, so ist es so schwer, Theilungszustände zu fixiren. Nichtsdestoweniger fiel es mir gerade bei Coniferen zuerst auf, dass die Kerne öfters in Paaren stehen.

Der Embryosack von *Larix* enthält in Fig. 30, Taf. XI nur einen Kern, in Fig. 31, Taf. XI deren zwei. Bei *Pinus Pumilio* habe ich deren vier in dem Stadium der Fig. 23, Taf. X gefunden. Der etwas geschrumpfte Embryosack wird in dieser Figur von den schon früher beschriebenen aufgelockerten Zellen umgeben.

Die Fig. 57, Taf. XIV von *Gnetum* zeigt im Embryosack nur einen Kern. In Fig. 58, Taf. XIV sind deren zwei. In Fig. 60, Taf. XIV der Kern im Embryosack links in Theilung begriffen, im Embryosack rechts zwei Kerne. Die Embryosäcke Fig. 61 und 62, Taf. XIV führen je vier Kerne im Innern. In Fig. 63, Taf. XIV sehen wir die Zahl der Kerne bedeutend vermehrt.

Die weiteren Vorgänge habe ich besonders bei *Picea* studirt, es sollen die Figuren zu denselben in der botanischen Zeitung veröffentlicht werden. Hier nur so viel, dass bei *Picea* schliess-

¹⁾ Vergl. Untersuchungen p. 129.

lich eine relativ starke Schicht aus Protoplasma mit einer doppelten Lage freier Kerne die stark verdickte Wandung des Embryosacks auskleidet. In einem gegebenen Augenblicke sind die Kerne durch radial ausstrahlende Fäden von Protoplasma verbunden und innerhalb dieser Fäden, in gleichen Abständen von den Kernen, bilden sich die Trennungswände aus protoplasmatischer Hautschicht aus. In der Hautschicht wird, indem sie sich spaltet, alsbald Cellulose ausgeschieden. So entsteht gleichzeitig eine doppelte Schicht von Zellen an der Embryosackwand; zu ihrer Bildung wird das ganze Protoplasma verbraucht, weiter vermehrt sich das Endosperm nur noch durch Zelltheilung, bis der ganze Embryosack von Zellen ausgefüllt ist. Das erfolgt bei *Picea* noch, bevor der Embryosack alle die ihn umgebenden aufgelockerten Zellen verdrängt hat und fällt daher der mit Endosperm bereits angefüllte Embryosack noch sehr leicht aus der Höhlung im Eichen heraus.

VERGLEICH MIT DEN ANGIOSPERMEN.

Ich wählte absichtlich als erstes Beispiel für die Entwicklung angiospermer Fruchtknoten eine *Polygonum*-Art, an der die Fruchtknotenwandung aus dem Eichen zu entspringen scheint. Dieses Beispiel sollte zeigen, wie ähnlich solche Anlagen einem Coniferen-Ovulum sein können. Durch ähnliche Vergleiche hatte ich mich in meiner früheren Deutung des Gymnospermen-Ovulum bestimmen lassen, erkenne aber jetzt an, dass Aehnlichkeiten an sich, über Homologien nicht entscheiden, wenn die zu vergleichenden Gebilde nicht sehr nahe verwandt sind. Immerhin soll die Zusammenstellung der Figuren 2 bis 4, Taf. I von *Polygonum*, mit denjenigen, Fig. 16 und 17, Taf. IX von *Taxus*, Fig. 36 bis 40, Taf. XI von *Gnetum*, zeigen, dass ein Vergleich der so dargestellten Gebilde nicht ganz von der Hand zu weisen war. Freilich muss ich gleich hinzufügen, dass ein solches Verhalten, wie bei *Polygonum*, unter den Angiospermen zu den Aus-

nahmen gehört, dass entständige Ovula sich meist später als die Fruchtknotenwandung erheben, während bei Gymnospermen die Hervorwölbung des Nucellus stets der Anlage des Integuments vorausgeht. Entscheidend für meine Deutung des Gymnospermen-Ovulums musste endlich das Cycadeen-Ovulum werden, da für das Coniferen-Ovulum, bei seiner axilen Stellung, die Fruchtknotennatur immer noch möglich blieb, und der Vergleich mit *Polygonum* zum Mindesten gezeigt hatte, dass ein angiospermes Ovulum zur Fruchtknotenwandung sich eben so verhalten könne, wie Höcker und Hülle zu einander bei den Gymnospermen. Dabei blieb auch das Gymnospermen-Ovulum in mancher Eigenthümlichkeit, und namentlich in seiner ersten Anlage, von dem Angiospermen-Ovulum verschieden. Doch es ist auch nicht zu verlangen, dass ein gymnospermes Ovulum mit einem angiospermen völlig übereinstimme. Das Gymnospermen-Ovulum ist im allgemeinen massiger als das Angiospermen-Ovulum, bei der Anlage seines Integuments weniger aus seinem Träger ausgegliedert: daher auch die Unterschiede seiner Entwicklung.

Auffallend übereinstimmend fanden wir bei Angiospermen und Gymnospermen die Anlage des Embryosacks und es werden hierdurch diese beiden grossen Abtheilungen der Phanerogamen einander wieder mehr genähert, als ich es beim Niederschreiben meiner letzten Untersuchungen über Befruchtung vermuthen konnte.

Auch für die Vorgänge, die sich im Innern des Embryosacks bei den Angiospermen abspielen, finde ich jetzt Anknüpfungspunkte bei den Gymnospermen. Bei den Angiospermen theilt sich der Embryosackkern, seine Nachkommen wandern in die beiden Enden des Embryosacks und bilden hier durch fortgesetzte Theilung je vier nackte Kerne. Mit ähnlicher nackter Kerntheilung beginnen aber auch die Vorgänge im Embryosack der Gymnospermen. Hierauf erst treten die Unterschiede hervor. Bei Gymnospermen theilen sich nämlich die Kerne fortgesetzt weiter, bei Angiospermen erfolgt bereits Zellbildung um

je drei Kerne, wenn vier Kerne im vorderen und vier im hinteren Ende des Embryosacks liegen. Die vorderen drei Zellen stellen den Eiapparat dar, die drei hinteren die Gegenfüsslerinnen. Dann folgt die für Angiospermen eigenthümliche Verschmelzung der beiden von der Zellbildung ausgeschlossenen Embryosackkerne; auf die Befruchtung aber erst weitere Endosperm Bildung. Der Vergleich mit den Gymnospermen legt es mir nun nahe, die Gegenfüsslerinnen als Endospermzellen anzusprechen, ebenso aber auch die Zellen des Eiapparates. Bei den Gymnospermen geht das Archegonium aus einer einzigen Endospermzelle hervor, dieses Archegonium ist aber bei *Welwitschia* schon auf eine einzige Zelle reducirt. Ich meine nun, ein ähnlicher Reductions Vorgang hat auch bei Angiospermen stattgefunden und vom ganzen Archegonium ist hier nur das Ei geblieben. Zwei über dem Ei gelegene Endospermzellen haben aber eine neue, vermittelnde Eigenschaft bei der Befruchtung übernommen. Diese beiden Zellen möchte ich also nicht aus früheren Archegoniumtheilen ableiten (was, wie ich schon früher schrieb¹⁾, grosse Schwierigkeiten machen würde), eben so, wie auch die Function, die sie haben, nicht auf andere, ältere sich zurückführen lässt, vielmehr ein novum ist. In der nach der Befruchtung eintretenden Endosperm Bildung, welche durch Theilung des gegebenen Zellkerns eingeleitet wird, möchte ich aber eine Fortsetzung des ursprünglichen, unterbrochenen Vorgangs der Endosperm Bildung erblicken. Dieser weitere Vorgang bedarf hier erst der Anregung durch die Befruchtung, ob er aber durch freie Zellbildung oder Zelltheilung zum Abschluss kommt, ist irrelevant.

Jetzt, wo mir die Verwandtschaft der Gymnospermen und Angiospermen um so viel näher getreten ist, möchte ich auch die Uebereinstimmung²⁾ betonen, die sich bei meinen früheren Untersuchungen aus dem Verhalten der Pollenkörner ergeben

¹⁾ Befr. u. Zellth. p. 74.

²⁾ Befr. u. Zellth. p. 15 u. ff.

hat. Diese Uebereinstimmung würde womöglich noch auffallender während der Untersuchungen, die Herr Elfving im hiesigen botanischen Institut anstellte, und deren Ergebnisse eben veröffentlicht werden ¹⁾).

ANSCHLUSS AN DIE KRYPTOGAMEN.

Hier will ich von allen weitgehenden Hypothesen abstrahiren und nur betonen, dass das Homologon des Gymnospermen-Eichens jedenfalls im Sporangium zu suchen sei. Dabei vergleiche ich auch hier das ganze Eichen mit dem Sporangium, so dass letzteres eine Hülle erhalten haben müsste, um zum Ovulum zu werden. Ob aber die mit blattbürtigen Eichen versehenen Cycadeen von derselben Kryptogamengruppe abzuleiten sind, wie die mit achsenständigen Eichen versehenen Coniferen und Gnetaceen, muss ich dahingestellt lassen. Die Versuchung ist immer gross, die Coniferen an die Lycopodiaceen anzuschliessen; vielleicht dass weitere Studien hier noch einiges Licht verbreiten. Auf welche Weise Gymnospermen und Angiospermen dann weiter zusammenhängen, liesse sich auch nur in ganz hypothetischer Weise beantworten. Jedenfalls sehe ich jetzt ganz davon ab, die Angiospermen direct in die Verlängerung der Gnetaceen zu bringen, der Anschluss hat aller Wahrscheinlichkeit nach an der Wurzel beider Gruppen stattgefunden.

Von besonderem Interesse wird es aber sein, die Vorgänge bei der Prothalliumbildung innerhalb der Makrosporen der Gefässkryptogamen näher zu studiren, ich denke, es wird sich in der Prothalliumanlage noch manche Analogie mit der, als Prothallium zu deutenden, Endospermiboldung der Phanerogamen ergeben.

¹⁾ In dem ersten Hefte der jenaer Zeitschrift für Naturwissenschaften für 1879.

DIE BEFRUCHTUNG BEI DEN GYMNOSPERMEN.

Neue Belehrung auf diesem schwierigen Gebiete verdanke ich besonders dem eingehenden Studium von *Juniperus virginiana*.

In meiner Abhandlung über Befruchtung und Zelltheilung gab ich an¹⁾, dass der Zellkern der grossen Pollenzelle bei *Juniperus virginiana* in die Spitze des Pollenschlauches wandert, sich hier in zwei neue Kerne theilt, und um diese sich Protoplasma durch freie Zellbildung zu je einer Primordialzelle sammelt. Die nach innen zu gelegene der beiden Primordialzellen theilt sich nur ausnahmsweise weiter, die im Scheitel gelegene wiederholt hingegen die Theilung ein oder auch zwei Mal, ihre Nachkommen nehmen, in einer Ebene angeordnet, das Ende des Pollenschlauches ein, doch ist ihr Plasma nicht scharf gegen die Umgebung gesondert.

Die Centralzelle des jungen Archegonium (Corpusculum) führt nur einen dünnen Wandbeleg aus Protoplasma²⁾; in diesem liegt, seitlich eingebettet, der Zellkern (Taf. XVI, Fig. 1). Die Centralzelle füllt sich langsam mit schaumigem Protoplasma, so dass ihr Lumen in eine, an Grösse stetig abnehmende Vacuole verwandelt wird. Der Zellkern hält sich im Protoplasma oberhalb dieser Vacuole (Taf. XVI, Fig. 2). Ein monströser Fall ist mir vorgekommen, in welchem die Centralzellen der Archegonien in eine Anzahl über einander gelegener Zellen zerfallen

¹⁾ l. c. p. 17. -

²⁾ Befruchtung bei den Coniferen p. 14. Coniferen und Gnetaceen p. 277.

waren. Kurz vor der Reife wandern die Kerne in das vordere Ende der jungen Eier (Taf. XVI, Fig. 4, 5, 6). Dieses Ende ist ausserdem oft durch eine Ansammlung farblosen Protoplasma's ausgezeichnet. Die dem vorderen Eiende angedrückten Kerne werden hierauf grobkörnig, das heisst, sie treten in eine Structur ein, wie sie sonst oft der Theilung vorausgeht (Taf. XVI, Fig. 3). Es geschieht das erst um die Zeit, da der Pollenschlauch die Halstheile der Archegonien erreicht hat und die Kerne in seinem Scheitel sich über jene Archegonien vertheilten (Taf. XVI, Fig. 3). Es ist somit, als wenn hier vom Pollenschlauch aus ein Reiz erst ausgeübt werden müsste, um die weiter zu schildernden Vorgänge einzuleiten. Bei geduldigem Suchen kann es jetzt nämlich gelingen, einen Zustand aufzufinden, der die Kerne der vorderen Eienden in Theilung zeigt. Fig. 4, Taf. XVI stellt diesen Augenblick dar. In dem Ei rechts liegt eine typische Kernspindel, etwas nach links gegen den Eirand hin geneigt. In dem Ei links ist der Theilungsvorgang schon um einen Schritt weiter gediehen, die neuen Tochterkerne beginnen sich zu constituiren. Die Figuren 5 a und b zeigen, wie der nach hinten zu gelegene Tochterkern gegen das Innere des Eies hin fort-rückt, während der nach vorn gelegene die Peripherie des Eies erreicht, um sich hier rasch zu desorganisiren. Dabei ist stets zu bemerken, dass der vordere Kern nicht an die vordere Fläche des Eies, vielmehr an eine der vorderen Seitenkanten desselben gelangt. Deutlich genug zeigt dies Fig. 5 b, welche den typischen Fall uns vorführt und gleichzeitig die rasche Desorganisation dieses Kernes beweist. Denn dieser Kern erscheint hier bereits in Rückbildung begriffen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir in dem hinteren Kern den Eikern, in dem vorderen den Kanalzellkern vor uns haben. Es kehrt hier also dasselbe Verhältniss wie bei den Abietineen wieder, mit dem Unterschiede nur, dass die Theilung des primären Kernes der Centralzelle des Archegoniums hier viel später, erst nach Antritt des Pollenschlauches, erfolgt. Auch

ist hier die Kanalzelle schwächer als dort entwickelt, denn sie bleibt auf den kleinen Kern und eine denselben von der übrigen Substanz des Eies trennende Grenzschrift beschränkt. Die rasche Desorganisation der Kanalzelle erklärt sich aber aus dem Umstand, dass dieselbe hier erst bei beginnender Befruchtung angelegt wird, bei beginnender Befruchtung aber auch die Kanalzelle der Abietineen schwindet.

Die so späte Anlage und das so rasche Schwinden der Kanalzelle bei *Juniperus* brachten es mit sich, dass ich dieselbe früher nicht bemerkte und auch jetzt fiel sie mir erst bei lang fortgesetztem Studium der betreffenden Eier auf. Die Theilungszustände der Kerne zu sehen, bleibt hier aber ausserordentlich schwer, da sie äusserst durchsichtig sind und von der körnigen Substanz des Eies verdeckt werden. Nur in besonders günstigen Fällen kommen sie zur Anschauung.

Das Auffinden der Kanalzelle bei *Juniperus*, wo ich an deren Existenz bisher gezweifelt hatte, erweckt aber in mir die Annahme, eine Kanalzelle werde sich auch bei allen anderen Gymnospermen noch auffinden lassen. Wo die Theilung des Kerns der Centralzelle aber so spät wie bei *Juniperus* erfolgt und so rasch abläuft, wird der Nachweis des Vorgangs nicht leicht zu führen sein.

Hingegen ist es ein Leichtes, sich von der Existenz der Kanalzelle bei *Ephedra* (Taf. XVII, Fig. 31) zu überzeugen, weil sie dort eben so zeitig wie bei Abietineen gebildet wird und sich auch eben so lange erhält.

Die Schilderung, die ich von der Entstehung der Kanalzelle bei *Juniperus virginiana* eben gegeben, erinnert doch wieder auffallend an die Bildung der Richtungskörper an thierischen Eiern. Ich habe auf diese Uebereinstimmung bereits bei Schilderung der Kanalzellbildung bei Abietineen früher hingewiesen ¹⁾. Die Unterschiede in der Zeit der Anlage der Kanalzelle bei Abie-

¹⁾ Vergl. zuletzt Befr. u. Zellth. p. 80.

etineen und *Juniperus* sind aber ganz ähnlich den Zeitunterschieden, wie sie auch für Abgabe der Richtungskörper bei verschiedenen thierischen Eiern festgestellt wurden.

Während die Kanalzelle von *Juniperus virginiana* sich rasch desorganisirt, rückt der Eikern nach der Mitte des Eies vor. Ist die Vacuole, welche das ursprüngliche Zelllumen im Ei repräsentirt, noch vorhanden, so verhindert sie den Eikern alsbald am weiteren Vorrücken. Je nach dem Fehlen oder Vorhandensein dieser Vacuole und im letzten Fall je nach der Grösse derselben, richtet sich somit die definitive Stellung des Eikerns im Ei vor der Befruchtung. Gleichzeitig mit seinem Vorrücken hat der Eikern auch an Grösse und Inhalt zugenommen, so wie das an den Figuren 6 a und 6 b zu sehen. Der reife Eikern zeigt auch die für den Kern des Abietineen-Eies charakteristische Vertheilung des Inhalts mit vorwiegender Ansammlung desselben in der vorderen Hälfte.

Auf dem Stadium der Figur 3 sahen wir bereits die kleinen Kerne, von Plasmamassen umgeben, sich im Scheitel des Pollenschlauchs über die Halstheile der einzelnen Archegonien vertheilen. Alle diese Kerne sind Nachkommen des Kerns der vorderen Primordialzelle des Pollenschlauches, während die hintere Primordialzelle auch jetzt noch meist ungetheilt, höchstens einmal getheilt, über den kleinen Kernen sich hält.

Während der Befruchtung schwinden die kleinen Pollenschlauchkerne über den Archegonien, dahingegen sind jetzt im vorderen Theile des Eies die Spermakerne aufzufinden. Freilich bedarf es auch hier anhaltenden Suchens, oder eines Glückszufalls, um einen solchen, jedenfalls sehr rasch ablaufenden Zustand aufzufinden. Die Figuren 7 a und 7 b führen uns einen solchen vor. In Fig. 7 a sind die Eier besonders lang und liegen die Vacuolen derselben sehr weit nach hinten, daher die Eikerne so entfernt von den vorderen Enden der Eier sind. In Fig. 7 b liegt hingegen der Eikern sehr nah dem vorderen Ei-Ende. So wie ich es in den Eiern der Abietineen geschildert, muss, aller

Wahrscheinlichkeit nach, auch in diesen Eiern der Spermakern bis zum Eikern vorrücken. Die Fig. 8 zeigt uns denn auch in der That den Augenblick der Berührung beider Kerne. Weiter ist jedenfalls Verschmelzung derselben zur Bildung des Keimkerns anzunehmen. So verbinden sich hier also wieder die Kernsubstanz des Pollenschlauchs mit der Kernsubstanz des Eies, und ich nehme andererseits an, dass Zellplasma des Pollenschlauches auch noch zu dem Zellplasma des Eies tritt.

Die hintere Primordialzelle des Pollenschlauches bleibt unthätig während der Befruchtung (Fig. 7 a, Taf. XVI), später wird sie von den zusammenrückenden Rändern des Endosperms zerquetscht.

Bei *Pinus* und *Picea* fand ich wieder dieselben Bilder, wie ich sie in „Befruchtung und Zelltheilung“ zuletzt Taf. II, Fig. 70 u. 71 dargestellt, und welche den Spermakern im Eie, so wie auch dessen Verschmelzung mit dem Eikern zeigten. Hier bilde ich auch noch ein Ei ab (Fig. 22, Taf. XVII), das jedenfalls in dem Augenblick der Aufnahme der Substanz des Spermakerns in den Eikern fixirt wurde.

Dass auch bei *Pinus* und *Picea* eine Kerntheilung und Zellbildung in der Pollenschlauchspitze stattfindet, habe ich früher bereits geschildert¹⁾. Die beiden auf diese Weise gebildeten Primordialzellen gehen mit der Pollenschlauchspitze in den Hals des Archegoniums ein. Die vordere wird zur Befruchtung verwendet.

¹⁾ Befr. u. Zellth. p. 17 u. 51.

DIE ENTWICKELUNG DER KEIME EINIGER GYMNOSPERMEN.

Die Erfahrung, dass bei der freien Endosperm-bildung die Zellkerne nicht neu entstehen, sondern sich aus dem ersten durch Theilung vermehren, musste in mir auch Zweifel an meine früheren Angaben über Zellbildung um frei entstandene Zellkerne in den Eiern der Gymnospermen erwecken. Es zeigte sich, dass meine Zweifel nur zu gerechtfertigt waren, doch kostete es viel Mühe, den wahren Sachverhalt klar zu stellen.

Nach vollzogener Befruchtung sieht man bei *Juniperus virginiana* den aus der Verschmelzung hervorgegangenen Keimkern an Grösse zunehmen und sich mit Stärke füllen (Taf. XVI, Fig. 9). Die Masse der Stärke ist so gross, dass der Keimkern von derselben schliesslich ganz undurchsichtig wird. Inzwischen pflegt die centrale Vacuole des Eies, wenn dieselbe noch vorhanden war, völlig zu schwinden und nun beginnt der Keimkern seine Wanderung nach dem organischen Scheitel des Eies (Taf. XVI, Fig. 9 u. 10, Taf. XVII, Fig. 12). Ich nahm früher an, der Keimkern werde in dem Scheitel des Eies aufgelöst und durch eine Anzahl neuer Kerne ersetzt, jetzt überzeugte ich mich, dass der Keimkern direct sich theilt.

Um einen solchen Zustand zu finden, bedarf es freilich langen Suchens.

Die Contouren des Keimkerns schwinden dabei so, dass die Stärke in das umgebende Protoplasma zu liegen kommt. Die Wand des Kerns ist jedenfalls in das Innere des Kerns einge-

sogen worden, wo sie mit der ganzen übrigen, eigentlichen Kernsubstanz in die Bildung der Kernspindel eingeht (Taf. XVII, Fig. 13, 14).

Diese Kernspindel ist sehr klein im Verhältniss zu dem mit Stärke angefüllten Keimkern; ihre Orientirung innerhalb der Stärke kann eine verschiedene sein (Taf. XVII, Fig. 13, 14). Die aus den Spindelhälften gebildeten Schwesterkerne wachsen wieder zu relativ grossen, mit Kernsaft sich füllenden Gebilden aus (Taf. XVII, Fig. 15, 16, 17, 19). In diesen wiederholt sich die Zusammenziehung des Inhalts bei der Spindelbildung. Die nächstfolgenden Stadien werden uns durch die Figuren 20 und 21 vorgeführt; die Grösse der Kerne nimmt allmähig in den Zellen ab.

Die weiteren Vorgänge bei Anlage des Keims sind in meinen „Coniferen und Gnetaceen“ p. 302 nachzuschlagen.

In manchen Fällen, wenn Vacuolen die Bewegung des Keimkerns nach dem organischen Scheitel des Eies unmöglich machen, tritt eine einzige, oder eine wiederholte Theilung desselben in mittleren Stellungen ein (Fig. 11, Taf. XVII links, vielleicht auch Fig. 9, Taf. XVI rechts). Die einzelnen Tochterkerne erscheinen jetzt mit Plasma und Stärke, meist ohne ganz scharfe Umgrenzung nach aussen, umgeben, sie hängen unter einander zusammen. In einem sehr merkwürdigen und höchst instructiven Falle (Taf. XVII, Fig. 18) hatten sich aber die Nachkommen des Keimkerns in dem ganzen, vacuolenhaltigen Ei vertheilt. Jeder Kern war von einer Primordialzelle, die Stärke führte, umgeben. Ich rechnete im Ganzen neun Primordialzellen, die vorderste hatte sich allem Anschein nach ein Mal mehr als die anderen getheilt.

Bei *Pinus silvestris* fand ich den Fig. 23, Taf. XVII dargestellten Zustand, in welchem eine beginnende Streckung und Wanderung des Kerns, nach dem organischen Scheitel des Eies, zu bemerken war. Dass die Wanderung hier so schwer zu beobachten ist, liegt in dem Umstande begründet, dass der befrucht-

tete Kern im oberen Theile ganz homogen, im unteren gleichmässig feinkörnig, somit im umgebenden Protoplasma fast unsichtbar wird. Nach langem Suchen kamen mir jetzt auch die Zustände Fig. 24 und 25, Taf. XVII zu Gesichte. In Fig. 24 lag nur ein grosser, abgeplatteter Kern in dem Scheitel des Eies; in dem Ei Fig. 25, welches seinen Scheitel schräg dem Beobachter zukehrt, hatte, wie bei *Juniperus*, eine kleinere Kernspindel die Stelle des Kerns eingenommen. In Fig. 26, Taf. XVII überzeugte ich mich sicher, dass nur zwei Schwesterkerne im Scheitel des Eies lagen. Endlich führe ich noch in den Figuren 27 und 28, Taf. XVII Zustände mit vier Zellkernen vor, wo die gegenseitige Beziehung der Kerne besonders schön zu sehen ist. Auch diese vier Kerne pflegen sich noch vor ihrer weiteren Theilung bedeutend zu vergrössern und geben relativ kleine Kernspindeln, die von einem helleren Hofe, dem (wie ich annehme) im angrenzenden Protoplasma vertheilten Kernsaft, umgeben erscheinen¹⁾. Dieser Hof ist auch noch auf dem Stadium Fig. 29, Taf. XVII zu sehen. Erst auf diesen Theilungsschritt folgt die definitive Zellbildung um die vier äusseren Zellkerne im Scheitel des Eies, während die vier inneren Zellkerne frei bleiben. (Vergl. meine Figuren 30, 31, 33 in Zellbildung und Zelltheilung 2. Aufl. Taf. II.)

Auf die weiteren Vorgänge der Keimentwicklung bei *gen. Pinus* und *Picea* brauche ich hier nicht einzugehen (Vergl. Coniferen und Gnetaceen p. 308), eine andere Species sah ich mich aber veranlasst zu prüfen, weil dieselben sich den sonst beobachteten Abietineen gegenüber abweichend verhalten soll.

In dem Bulletin der moskauer Naturforscher²⁾ vom Jahre 1873 hat nämlich Skrobiszewski angegeben, dass die Keimanlagen der *Pinus Strobus*, zum Unterschied von anderen Abietineen, zunächst mit einer zweiflächig zugespitzten Scheitelzelle wachsen.

¹⁾ Zellbild. und Zelltheilung 2. Aufl., Taf. II, Fig. 27.

²⁾ Bulletin de la soc. imp. des natural. de Moscou p. 448.

Diese Angabe von Skrobiszewski kann ich auf Grund eigener Untersuchungen bestätigen. Nachdem sich, wie bei anderen Pinus-Arten, die vier Endzellen und Schläuche der Anlage von einander getrennt haben, sieht man in den Endzellen zwei oder drei, selten mehr Quertheilungen aufeinander folgen und dann schliesslich die oberste Zelle durch eine schräg gerichtete Wand zerlegt werden. Diese Wand wird von einer entgegengesetzt geneigten getroffen und so eine zweiflächig zugespitzte Scheitelzelle constituirt, welche nach Bildung von etwa sechs Segmenten durch eine Pericline aufgehoben wird. Die Segmente theilen sich nicht anders wie bei den Cupressineen und gehe ich daher hier auf das weitere Verhalten derselben nicht ein.

Bei den anderen Pinus-Arten wird bekanntlich jede der von einander getrennten Endzellen der gemeinsamen Anlage alsbald senkrecht übers Kreuz in vier gleiche Zellen zerlegt, welche die Möglichkeit einer Scheitelzelle sofort ausschliessen.

Ich glaubte früher auf das Vorhandensein oder Fehlen der Scheitelzelle phylogenetische Schlüsse bauen zu können. Diese Schlüsse sind bereits durch die letzten Arbeiten von Sachs „über die Anordnung der Zellen in jüngsten Pflanzentheilen“¹⁾ hinfällig geworden. Nun zeigt auch das Beispiel von Pinus Strobis, wie wenig die Scheitelzelle an Coniferenkeimen zu deren phylogenetischer Gruppierung verwendet werden kann.

Was ich früher für die Kanalzelle am *Ginkgo*-Ei gehalten²⁾, ist nur eine farblose Plasma-Ansammlung am vorderen Ende des Eies, über dem noch ungetheilten Kerne der ursprünglichen Centralzelle des Archegoniums (Fig. XVII, Fig. 30). Nach dem Beispiel von Juniperus möchte ich nun aber annehmen, dass auch hier später dieser Kern sich theilt, eine Kanalzelle gebildet wird und die Wanderung des Eikerns nach der Mitte des Eies hin stattfindet.

¹⁾ Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. II. p. 46.

²⁾ Coniferen und Gnetaceen p. 291.

Die Keimentwicklung bei Ginkgo beginnt, wie ich das früher schon geschildert habe, erst etwa Ende Oktober, in den vom Baume genommenen und im mässig warmen Raume aufbewahrten Samen. Ich glaubte damals annehmen zu müssen, dass der Keimkern aufgelöst werde; jetzt schliesse ich hingegen aus der allmäligen Vermehrung der Zellkerne, die sich gleichmässig und frei im Protoplasma des Eies vertheilen, auf eine Theilung des Keimkerns und auch fortgesetzte Theilung seiner Nachkommen. Ist die endgiltige Zahl der Kerne erzeugt, so umgeben sie sich mit Plasmastrahlen ¹⁾ und es erfolgt zwischen ihnen Scheidewandbildung, ganz wie bei freier Endospermibildung. Das ganze ursprüngliche Ei wird so in einen soliden Zellkörper verwandelt, dessen Zellen sich weiter durch Theilung vermehren. Diesen Umstand bitte ich in Fig. 60, Taf. XIII der „Coniferen und Gnetaceen“ zu vergleichen, die weiteren Stadien der Keimbildung auf derselben Tafel und im Text l. c. p. 312.

Eine merkwürdige Abweichung gegen alle bisher von mir untersuchten Fälle zeigt die Keimentwicklung bei *Cephalotaxus* und bei *Araucaria*.

Den jüngsten Zustand, der mir für die Keimanlage von *Cephalotaxus Fortunei* zur Verfügung stand ²⁾, zeigt Fig. 49, Taf. XIX. In der organischen Spitze des Eies liegt bereits eine Keimanlage, die von der Basis gegen den Scheitel fortschreitend: aus einer Etage mit Inhalt dicht angefüllter, darauf einer Etage etwas längerer inhaltsarmer, dann einer grösseren Zahl kleiner inhaltsreicher Zellen gebildet wird und endlich am Scheitel mit mehreren inhaltsarmen Zellen abschliesst. Die Fig. 50, Taf. XIX zeigt, dass die inhaltsreichen Zellen der Basis die Rosette bilden, die im Archegoniumbauche verbleibt. Die darauf folgenden inhaltsarmen Zellen strecken sich zu den Embryonalschläuchen.

¹⁾ Vergl. die Fig. 13 in Zellbild. u. Zellth. 2. Aufl. Taf. I.

²⁾ Das Material aus Pisa und Rom, durch die Güte der Herren Caruel und Leitgeb.

Diese Schläuche führen die kleinen, inhaltsreichen und grossen, inhaltsarmen Zellen der Keimanlage in das Endosperm hinein. Die Figuren 51, 52, 53, 54, 55, 56, Taf. XIX zeigen, auf welche Weise sich die kleinen Zellen weiter vermehren und gegen die in der Zahl und Gestalt schwankenden inhaltsleeren grossen Zellen am Scheitel abschliessen. In Fig. 57, Taf. XIX sind die inhaltsarmen Zellen zur Seite gedrängt, in Fig. 58 und 59, Taf. XIX haben sie den Scheitel behauptet. Die Keimanlage beginnt eine regelmässigeren Gestalt anzunehmen, die unteren an die Embryonalschläuche anschliessenden Zellen beginnen sich an der Schlauchbildung zu betheiligen. In Fig. 60, Taf. XIX ist noch ein Ueberrest der inhaltsarmen Zellen am Keimscheitel zu sehen; in Fig. 61, Taf. XIX war eine Spur derselben nicht mehr aufzufinden. Die Keimanlage hat jetzt das gewohnte Aussehen gleichalteriger Coniferenkeime angenommen und schreitet ihre weitere Differenzirung in gewohnter Weise fort.

Das Eigenthümliche an der Keimentwicklung von *Cephalotaxus* ist also, dass einige Zellen vom Keimscheitel abgestossen werden, dann weiter, dass die Keimanlage in erster Jugend sich sehr unregelmässig zeigt und erst allmählig eine bestimmte Gestalt erlangt.

Auch bei *Araucaria brasiliensis*¹⁾ betheiligt sich der ursprüngliche Keimscheitel nicht an der Keimbildung, diese erfolgt aber von Anfang an in viel regelmässigerer Weise.

Den jüngsten Zustand, der mir zur Verfügung stand, habe ich in der Figur 63 a, Taf. XX abgebildet. In den Eiern war ein grosser Zellkern deutlich zu sehen. Die Archegonien sind verhältnissmässig tief im Umkreis des Nucellus vertheilt, trichterförmige Vertiefungen führen auf dieselben. Jedes Archegonium zeigt einen aus vier Zellen gebildeten Hals und eine die Centralzelle umgebende einfache Schicht inhaltsreicher Zellen (Fig. 63 b). In Fig. 64, Taf. XX ist, bei derselben schwachen Vergrösserung

¹⁾ Das Material aus Neapel, durch die Güte des Herrn Barons v. Cesati.

wie Fig. 63 a, Taf. XX der Zustand bald nach der Befruchtung abgebildet; das rechte Archegonium ist vom Pollenschlauche erreicht worden und die Keimanlage wächst hier bereits in das Endosperm hinein. Im Pollenschlauchende finde ich bei *Araucaria*, nachdem die Befruchtung lange schon vollzogen, sechs bis acht entleerte, mit derber Wand versehene kleine Zellen liegen (Fig. 65, Taf. XX).

Fig. 67, Taf. XX zeigt uns die junge Embryonalanlage noch im Archegonium eingeschlossen. Dieselbe hat eine eigenthümliche Gestalt und nimmt den ganzen ursprünglich vom Ei ausgefüllten Raum in Anspruch. Sie besteht aus zahlreichen, an ihrer Basis bereits gegen einander befreiten Schläuchen, aus einer inneren Gruppe kleiner inhaltsreicher Zellen und aus einer Etage grosser inhaltsarmer Zellen, welche die kleine Gruppe, nach derselben hin convergirend, seitlich umfassen. Die kleinen inneren Zellen haben sich in Fig. 67, Taf. XX bereits durch Theilung verdoppelt, wie ein Vergleich mit Fig. 66 lehrt. Wir finden, somit bei *Araucaria* die drei Etagen der Keimanlage der Abietineen wieder, doch in einer ganz anderen Entwicklung. Statt der untersten Etage: die langen und zahlreichen Schläuche, statt der mittleren, die bei Abietineen die Schläuche liefert: die Etage inhaltsreicher Zellen (Taf. XX, Fig. 66), statt der obersten Etage, aus der bei Abietineen die Keimanlage hervorgeht: die grossen nach dem Scheitel zu divergirenden Zellen. In Uebereinstimmung mit *Cephalotaxus* werden die inhaltsarmen grossen Zellen am Scheitel der Anlage bei *Araucaria* später abgeworfen. Die Fig. 67, Taf. XX hat uns bereits die ersten Theilungen innerhalb der inhaltsreichen Zellen der zweiten Etage vorgeführt. Zunächst verdoppeln sich nur die mittleren dieser Zellen. Gleichzeitig sieht man in halber Höhe an den Embryonalschläuchen äussere Austreibungen sich bilden. Diese werden bei weiterer Streckung der Schläuche noch auffallender (Taf. XX, Fig. 68) und scheinen dazu bestimmt, die Anlage innerhalb des Archegoniums festzuhalten. Von einem ähnlichen

Zustande der Entwicklung stammt Schacht's in dem Lehrbuche der Anatomie und Physiologie der Gewächse veröffentlichte Figur ¹⁾. Die Fig. 69, Taf. XX stellt den oberen Theil der Embryonalanlage in dem Stadium der Fig. 68 von oben gesehen dar. In Fig. 70, Taf. XX haben sich die Zellen der zweiten Etage weiter getheilt. Die Fig. 71, Taf. XXI lässt sich, wenn auch auf weit vorgerückterem Stadium, ohne Weiteres von Fig. 70, Taf. XX ableiten; die Embryonalschläuche sind bereits sehr lang geworden (Taf. XXI, 71 a); aus der Keimanlage beginnt die Bildung secundärer Schläuche (Taf. XXI, 71 b und c; die Fig. c ist um 90 Grad gegen b gedreht). Fig. 72, 73 und 74, Taf. XXI führen uns die weiteren Stadien der Keimentwicklung vor, diese Figuren erklären sich von selbst. Immer noch ist der Scheitel aus inhaltsarmen Zellen an der Keimanlage erhalten. In Fig. 75, Taf. XXI wird er nun zur Seite gedrängt. Auf nächstfolgenden Entwicklungszuständen finden wir ihn nicht mehr.

Wie bei *Cephalotaxus*, so auch hier, dient der abzuwerfende Scheitel der Anlage nur als Bohr- und Schutzorgan beim Vordringen der Anlage in das Endosperm, er ist in seiner Function mit der Wurzelhaube zu vergleichen. Jedenfalls ist es ein merkwürdiges Novum, das uns durch das Studium dieser Pflanzen vorgeführt wird: die Bildung des Vegetationskegels des Stammes aus inneren Zellen der Keimanlage.

Die weitere Ausbildung der Keimanlage von *Araucaria* ist nicht verschieden von derjenigen anderer Coniferen (Taf. XXI und XXII, Fig. 76, 77, 78 a und b, 79 und 80 a, b). Die Wurzelanlage ergiebt sich ohne Beschreibung aus der Fig. 78 b, Taf. XXI. Der fertige Keim mit seinen beiden Cotyledonen ist Fig. 80 a, Taf. XXII in natürlicher Grösse, Fig. 80 b, Taf. XXII schwach vergrößert dargestellt.

Meist sind mehrere Eier befruchtet worden und geben eben so vielen Keimanlagen den Anfang. Doch hat alsbald eine An-

¹⁾ Bd. II. Taf. X, Fig. 28. 1859.

lage die anderen verdrängt. Dem entsprechend sieht man oft den Knäuel gewundener Embryonalschläuche an seiner Basis sich in mehrere Aeste spalten, die nach den Ursprungsstellen der einzelnen Keimanlagen laufen.

Ich glaubte früher auch bei *Ephedra altissima* eine Auflösung des Keimkerns nach vollzogener Befruchtung annehmen zu müssen¹⁾; in Wirklichkeit theilt sich dieser Kern²⁾. Fig. 31, Taf. XVII zeigt das Ei gleich nach der Befruchtung, der Keimkern ist noch ungetheilt; in Fig. 32, Taf. XVII ist er durch zwei Zellkerne vertreten; Fig. 33, Taf. XVII führt zwei Kerne vorn und zwei hinten; in Fig. 34, Taf. XVII sind acht Zellkerne zu sehen, zwischen den zwei in der Mitte gelegenen war noch die Zellplatte angedeutet. Die Zellbildung um die Kerne kann schon, doch nur selten, auf die erste Zweitheilung folgen, öfters findet die Zellbildung um vier Kerne statt, am häufigsten erst nach der Zweitheilung der vier Kerne. In manchen Fällen scheinen sich nicht alle vier Kerne getheilt zu haben, so dass man fünf, sechs, oder sieben Anlagen findet; auch mehr denn acht Anlagen konnte ich beobachten.

Man sieht die Zellkerne, so wie ich das früher geschildert habe, sich mit Strahlen aus Protoplasma umgeben. Das Protoplasma ist am dichtesten um den Zellkern. An der Peripherie der Strahlen bildet sich die Hautschicht (Taf. XVII, Fig. 35). Diese scheidet Cellulose aus. Auf nächstfolgenden Zuständen sieht man bei Contraction des Protoplasma im Alkohol die Hautschicht von der Cellulosewand zurücktreten, diese in Verbindung mit dem sie nach aussen umgebenden Ei-Plasma bleiben³⁾.

Die Fig. 36, Taf. XVIII führt uns einen Längsschnitt durch die obere Hälfte des Nucellus und Embryosacks nach Anlage der freien Keimzellen vor. Der Schnitt hatte dieselben theilweise entfernt, so dass im Ei rechts im Ganzen sechs, im Ei

¹⁾ Zellbildung und Zelltheilung. 2. Aufl. p. 2.

²⁾ Das Material aus Montpellier durch die Güte des Herrn Charles Martins.

³⁾ Vergl. meine Figuren 9 und 10 in Zellbild. u. Zellth. 2. Aufl. Taf. I.

links im Ganzen vier zu finden waren. Jede Keimzelle ist völlig frei gegen ihre Nachbarinnen. Eine derselben hat sich (in dem Ei links) bereits gestreckt und getheilt.

Dieser Vorgang ist Fig. 37, 38, 39, 40, 41, Taf. XVIII noch besser zu sehen. Die Keimzelle treibt einseitig einen Schlauch, der die Seitenwandung des Archegoniums durchbricht und von seiner Spitze eine kleine, inhaltsreiche Zelle abgrenzt. Der Schlauch wird immer länger und führt die Endzelle in die mittleren, besonders stärkereichen Theile des Endosperms ein. Hier theilt sich die Endzelle durch eine Querwand. (Taf. XVIII, Fig. 42 a und b, b ist um 90 Grad gegen a gedreht.) Der ersten Theilung folgen weitere in beiden Zellen (Taf. XVIII, Fig. 43, 44 und 46, in 43 und 46 b um 90 Grad gegen a, in 44 a bei höherer, b bei tieferer Einstellung). In seltenen Fällen kommt eine zweiflächig zugespitzte Scheitelzelle zu Stande, die sich ein paar Mal theilt (Taf. XVIII, Fig. 45, b um 90 Grad gegen a). Weiter vorgerückte Zustände zeigen uns die Fig. 47 und 48, Taf. XVIII; sie knüpfen unmittelbar an die Figuren 66, 67 und 68, Taf. XVII meiner „Coniferen und Gnetaceen“ an.

Die Erscheinung, die ausnahmsweise bei *Pinus* und *Juniperus* stattfindet, dass sich nämlich die Tochterkerne des Keimkernes im Ei zerstreuen, ist Gesetz bei *Ephedra*. Bei *Pinus* bilden sich übrigens die Zellen auch erst im Augenblick der Theilung der vier im Eischeitel gelegenen, bis dahin freien Kerne. Nur die vier oberen Kerne schliessen sich jetzt durch Scheidewände gegen einander und gegen die vier frei bleibenden, unteren Kerne ab. Die vier erzeugten Zellen hängen, zum Unterschied von *Ephedra*, seitlich zusammen, doch ihre Theilungsproducte trennen sich alsbald von einander. Diese Trennung wird bei *Ephedra* schon durch die gegen einander freie Anlage der Keimzellen erreicht. Eigenthümlicher Weise führt bei *Ginkgo* derselbe Vorgang der freien Kerntheilung zur Bildung eines von Anfang an zusammenhängenden Zellhaufens, der nur eine Keimanlage erzeugt. Auch werden bei *Picea* die vier Zellen im

Scheitel des Eies ebenso wie bei *Pinus* angelegt und doch erfolgt später eine Trennung der Zellreihen nicht, vielmehr Bildung eines einzigen Keimes. Die Angiospermen haben bei Weitem nicht solche Unterschiede in der Keimentwicklung aufzuweisen wie die Gymnospermen.

Ich war nunmehr auch in der Lage, die mir fehlenden Stadien der Keimentwicklung bei *Welwitschia* zu vervollständigen ¹⁾. Auf Taf. XIX, Fig. 34 bis 39 meiner „Coniferen und Gnetaceen“ bildete ich bereits die ersten Zustände der Keimanlage ab. Das Archegonium der *Welwitschia* ist auf eine einzige, von einer Membran umgebene Zelle reducirt. Nach der Befruchtung streckt sich das Ei sammt der es umgebenden Membran zu einem Schlauche, von dessen Ende eine Zelle abgegrenzt wird, die sich alsbald senkrecht übers Kreuz in vier Zellen theilt. Die weitere Vermehrung dieser Zellen zeigt Fig. 81 a und b, Taf. XXII (a von oben gesehen, b im optischen Durchschnitt). Die Randzellen haben sich durch Anticline vermehrt, die untersten derselben beginnen sich zu Schläuchen zu strecken, wodurch der primäre Embryonalschlauch zu einem mittleren schmalen Fortsatz gedehnt wird. Denselben Zustand zeigt Fig. 82 a und b, Taf. XXII; nächst folgende, mit fortschreitender Schlauchbildung aus dem unteren Rande, die Fig. 83 und 84 a und b, Taf. XXII. In Fig. 85 a und b, Taf. XXII haben sich die nächst höheren Randzellen hervorgewölbt und beginnen neue, an die Aussenseite der vorgehenden sich anlehnende Schläuche zu bilden. Hierauf folgt der Zustand Fig. 86 a und b, Taf. XXII. Die Fig. 87, Taf. XXII zeigt eine Verbreiterung der Keimanlage, die zu dem Stadium Fig. 88, Taf. XXII führt. Die Keimanlage blieb hier zugespitzt so lange sie im Endosperm vorzuschreiten hatte, sie geht in die Stadien Fig. 87 und 88, Taf. XXII ein, wenn sie den Ort ihrer Entwicklung erreicht hat. Die Spitze der Keimanlage wird hier aber nicht abgeworfen, vielmehr in

¹⁾ Durch die Güte der Herren J. D. Hooker und F. W. Areschoug.

die Keimbildung eingezogen. Auf späteren Zuständen sieht die Anlage wie in Fig. 89 a und b, Taf. XXII aus; wie a zeigt, werden die Embryonalschläuche hier ausserordentlich lang. In Fig. 90, Taf. XXII ist der Vegetationskegel bereits differenziert, es erheben sich die Cotyledonen. Fig. 91, Taf. XXII zeigt die Anlage der Wurzel. Der Keim hat sich von Fig. 90, Taf. XXII an vorwiegend in einer Richtung entwickelt und stellt im fertigen Zustande ein flaches mit zwei Cotyledonen versehenes Gebilde dar, das ich Fig. 92 a, Taf. XXII von der breiten, Fig. 92 b von der schmalen Seite dargestellt habe. Wie Fig. 93, Taf. XXII nach Entfernung des einen Keimblattes zeigt, besitzt der Keim einen schönen Vegetationskegel, der sich wahrscheinlich aber bei der Keimung gar nicht weiter entwickelt oder doch frühzeitig abstirbt. Die Keimblätter sind schon in der Anlage sehr breit.

ERKLAERUNG DER ABBILDUNGEN.

TAFEL I.

FIG. 1—22. POLYGONUM DIVARICATUM.

- Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch die Blütenanlage kurz vor Beginn der Staubblatt-Bildung. Vergr. 540.
- Fig. 2. Ebensolcher Schnitt gleich nach Anlage der Staubblätter. Vergr. 540.
- Fig. 3 u. 4. Eben solche Schnitte bei Beginn der Fruchtblatt-Bildung. Vergr. 540.
- Fig. 5. Die Fruchtblatt-Bildung weiter vorgeschritten. Vergr. 540.
- Fig. 6. Der ganze Fruchtknoten auf diesem Entwicklungszustande, nur 95 Mal vergrößert.
- Fig. 7 a. Medianer Längsschnitt durch eine Fruchtknoten-Anlage, 95 Mal vergrößert.
- Fig. 7 b. Die Ovular-Anlage aus diesem Fruchtknoten. Bildung der Tapetenzelle und Embryosack-Mutterzelle, 540 Mal vergrößert.

TAFEL II.

- Fig. 8 a. Medianer Längsschnitt durch einen nächstfolgenden Entwicklungszustand, nur 95 Mal vergrößert.
- Fig. 8 b. Die Ovular-Anlage aus diesem Fruchtknoten. Die Tapetenzelle wiederholt getheilt. Das innere Integument bereits angelegt, erste Theilung für die Bildung des äusseren. Vergr. 540.

- Fig. 9. Das nächste Stadium in der Entwicklung des inneren Integuments und in der Anlage des äusseren zeigend. Vergr. 540.
- Fig. 10. Die Embryosack-Mutterzelle in zwei Zellen zerfallen, in beiden der Kern sich zur weiteren Theilung anschickend. Vergr. 540.
- Fig. 11. Die Embryosack-Mutterzelle in vier Zellen zerlegt. Vergr. 540.
- Fig. 12—14. Aufeinanderfolgende Stadien der Verdrängung der drei oberen Schwesterzellen und der Tapetenzellen durch den auswachsenden Embryosack. In Fig. 14 der Embryosackkern bereits getheilt. Vergr. 540.
- Fig. 15. Verdrängung der seitlich an den Embryosack grenzenden Zellen. Vergr. 540.
- Fig. 16. Vier Kerne im Embryosack, zwei vorn, zwei hinten. Vergr. 540.
- Fig. 17. Vier Kerne vorn, vier hinten, um je drei Zellen gebildet, vorn die Synergiden und das Ei, hinten die Gegenfüsslerinnen. Vergr. 540.

TAFEL III.

- Fig. 18. Die beiden Embryosackkerne genähert. Vergr. 540.
- Fig. 19. Der Eiapparat im fertigen Zustande, beide Synergiden zeigend. Vergr. 540.
- Fig. 20. Die eine Synergide die andere deckend. Vergr. 540.
- Fig. 21. Das ganze reife Eichen im medianen Längsschnitt. 230 Mal vergrössert.
- Fig. 22. Medianer Längsschnitt durch den ganzen Fruchtknoten, 25 Mal vergrössert.

FIG. 23—38. SENECIO VULGARIS.

- Fig. 23. Die Embryosack-Mutterzelle noch einzellig. Vergr. 540.
- Fig. 24. Nach vollendeter erster Theilung, Vorbereitung zur zweiten Theilung. Vergr. 540.

- Fig. 25. Nach vollendeter Viertheilung, die mittlere Querwand besonders stark gequollen. Vergr. 540.
- Fig. 26—29. Aufeinanderfolgende Stadien der Verdrängung der drei vorderen Zellen durch die Embryosackanlage. In Fig. 28 a das ganze Ovulum innerhalb des Fruchtknotens, im medianen Längsschnitt, 230 Mal vergrößert, die übrigen Figuren 540 Mal.
- Fig. 30. Nach vollendeter Verdrängung der Schwesterzellen und des Nucellus; zwei Kerne im Embryosack. Vergr. 540.
- Fig. 31 u. 32. Vier Kerne im Embryosack. Vergr. 540.
- Fig. 33. Nach Anlage des Eiapparates und der Gegenfüßlerinnen. Die beiden Embryosackkerne an einander. Vergr. 540.
- Fig. 34—36. Weitere Ausbildung. In Fig. 34 der Zellkern der untersten Gegenfüßlerin verdoppelt. Vergr. 540.
- Fig. 37 und 38. Fertiger Zustand. In Fig. 38 die untere Gegenfüßlerin verdoppelt. Vergr. 230.

TAFEL IV.

FIG. 39—48. MYOSURUS MINIMUS.

- Fig. 39. Eichen-Anlage im medianen Längsschnitt, die Embryosack-Mutterzelle in drei Zellen getheilt. Vergr. 540.
- Fig. 40—42. Verdrängung der zwei oberen Schwesterzellen. Vergr. 540.
- Fig. 43. Zwei Zellkerne im Embryosack. Vergr. 540.
- Fig. 44. Vier Kerne im Embryosack. Vergr. 540.
- Fig. 45 und 46. Fertige Zustände, vor (45) und nach (46) der Verschmelzung der beiden inneren Embryosackkerne. Vergr. 540.
- Fig. 47. Das Fruchtblatt und das Eichen im medianen Längsschnitt, 26 Mal vergrößert.
- Fig. 48. Querschnitt durch vier Fruchtblätter dicht oberhalb ihrer Insertionsstelle. Vergr. 26.

FIG. 49 - 55. *ROSA LIVIDA*.

- Fig. 49. Medianer Längsschnitt durch das Eichen nach Anlage der Embryosack-Mutterzellen und Tapetenzellen und nach wiederholter Theilung der Epidermiszellen am Nucellus-Scheitel. Vergr. 400.
- Fig. 50. Nächstfolgender Zustand. Vergr. 400.
- Fig. 51 u. 52. Zerfall der meisten Embryosack-Mutterzellen in eine Reihe von Schwesterzellen. Vergr. 400.
- Fig. 53. Die obere Zelle der einen Reihe beginnt sich zu vergrössern. Vergr. 400.
- Fig. 54. Je zwei obere Zellen zweier benachbarter Reihen vergrössern sich. Vergr. 400.
- Fig. 55. Das weitere Auswachsen der jungen Embryosäcke zeigend. In den grösseren bereits zwei Zellkerne. Vergr. 400.

TAFEL V.

- Fig. 56 u. 57. Die auf Fig. 55 folgenden Stadien des Auswachsens der jungen Embryosäcke. Vergr. 400.

FIG. 58 u. 59. *TRITONIA AUREA*.

- Fig. 58. Die Tapetenzelle in mehrere Zellen zerfallen, die Embryosack-Mutterzelle in zwei getheilt. Vergr. 400.
- Fig. 59. Die Embryosack-Mutterzelle in vier getheilt. Vergr. 400.

FIG. 60 u. 61. *SISYRINCHIUM IRIDIFOLIUM*.

- Fig. 60. Die Embryosack-Mutterzelle in vier getheilt. Vergr. 325.
- Fig. 61. Die Schwesterzellen und der Nucellus grösstentheils verdrängt. Zwei Kerne im Embryosack. Vergr. 325.

FIG. 62—67. *HEMEROCALLIS FULVA*.

- Fig. 62. Medianer Längsschnitt durch ein junges Ovulum zur Zeit da sich eine subepidermoidale Zelle zu markiren beginnt und die Integumente sich zu erheben anfangen. Vergr. 325.

- Fig. 63. Bildung einer Tapetenzelle, Ausnahme. Vergr. 325.
 Fig. 64. Die Embryosack-Mutterzelle gestreckt, noch einzellig.
 Vergr. 325.
 Fig. 65. Die Embryosack-Mutterzelle in vier zerlegt. Vergr. 325.
 Fig. 66 u. 67. Verdrängung der oberen Zellen durch die untere. Vergr. 325.

FIG. 68—75. *ANTHERICUM RAMOSUM*.

- Fig. 68. Ganz junge Ovular-Anlage, die Tapetenzelle und Embryosack-Mutterzelle schon gebildet. Vergr. 325.
 Fig. 69. Die Tapetenzelle getheilt. Vergr. 325.
 Fig. 70. Streckung der Embryosack-Mutterzelle. Vergr. 325.

TAFEL VI.

- Fig. 71. Erste Theilung der Embryosack-Mutterzelle. Vergr. 325.
 Fig. 72. Zweite Theilung derselben. Vergr. 325.
 Fig. 73 u. 74. Verdrängung der oberen Zellen, Verdoppelung des Embryosackkerns. Vergr. 325.
 Fig. 75. Vier Kerne im Embryosack. Vergr. 325.

FIG. 76—87. *ALLIUM FISTULOSUM*.

- Fig. 76. Embryosack-Mutterzelle mit grossem Zellkern in Vorbereitung zur Theilung. Vergr. 540.
 Fig. 77. Nach der Theilung. Der Zellkern der unteren Schwesterzelle ebenfalls sich zur Theilung vorbereitend. Vergr. 540.
 Fig. 78. Die untere Schwesterzelle in Theilung begriffen. Vergr. 540.
 Fig. 79. Die obere Schwesterzelle verdrängt, die untere sich zum Embryosack weiter entwickelnd, mit zwei Zellkernen. Vergr. 540.
 Fig. 80. Theilung der beiden Zellkerne. Vergr. 540.
 Fig. 81. Zwei Zellkerne vorn, zwei hinten. Vergr. 540.
 Fig. 82. Die vorderen und die hinteren Zellkerne in Theilung. Plasmaplatten den Embryosack durchsetzend. Vergr. 540.

Fig. 83—86. Fertige Zustände in verschiedenen Modificationen. Vergr. 540.

Fig. 87. Verschmelzung der beiden inneren Embryosackkerne hier erst nach der Befruchtung erfolgend. Vergr. 230.

FIG. 88—92. *GYMNADENIA CONOPSEA*.

Fig. 88. Embryosack-Mutterzelle vor der Theilung.

Fig. 89. Nach der ersten Theilung. Vergr. 540.

Fig. 90. Während der zweiten Theilung. Vergr. 540.

Fig. 91. Nach der zweiten Theilung. Vergr. 540.

Fig. 92. Bei beginnender Verdrängung der beiden oberen Schwesterzellen. Vergr. 540.

FIG. 93. *TRADESCANTIA VIRGINICA*.

Fig. 93. Junges Ovulum während der Anlage des inneren Integuments. Die Tapetenzelle getheilt. Embryosack-Mutterzelle noch ungetheilt. Vergr. 230.

TAFEL VII.

FIG. 1—35. *RUMEX SCUTATUS*.

Fig. 1. Verbildete Blüthe, 2 Mal vergrößert.

Fig. 2. Verbildeter Fruchtknoten, 2 Mal vergrößert.

Fig. 3—35. Schwächer oder stärker verbildete Eichen. In den stärker vergrößerten das Gefässbündel mit eingetragen. In 7 b das äussere Integument aufgeschlitzt, der durchgewachsene Funiculus hervorgezogen. In 7 c die mittlere Partie stärker vergrößert. In 8 ebenfalls das Integument aufgeschlitzt, der durchgewachsene Funiculus hervorgezogen. In 10 das Integument aufgeschlitzt und zurückgeschlagen. In 11 b das Integument aufgeschlitzt. In 12 a ein mittleres Stück des Integuments aufgeschlitzt und zurückgeschlagen. In 12 b das obere Ende des durchgewachsenen Funiculus mit dem inneren Integumente und dem verbildeten Nucellus

stärker vergrößert. In Fig. 13 a das Integument aufgeschlitzt, in 13 b zurückgeschlagen. In 14 das Integument aufgeschlitzt und zurückgeschlagen, ebenso in 15. In Fig. 14 der durchgewachsene Funiculus dem Integument etwas angewachsen, in Fig. 1 b sehr weit angewachsen. Das Integument hier ebenfalls aufgeschlitzt. Die Fig. 19 u. 20 auch besonders schöne Fälle des Anwachsens des Funiculus. Integument in beiden aufgeschlitzt. In Fig. 21 das äussere Integument aufgeschlitzt und grösstentheils entfernt, ebenso in Fig. 22 u. 23. Der Nucellus in Fig. 23 scheint durch das innere Integument hindurch, letzteres ist nicht aufgeschlitzt, sondern durchsichtig gemacht worden. In 25 a das Integument so weit geöffnet, um den durchgewachsenen Funiculus und die an demselben befindliche seitliche Anlage zu zeigen. Fig. 25 b ein Längsschnitt. Fig. 26 b Integument aufgeschlitzt und zurückgeschlagen, ebenso in 27, etwas zurückgeschlagen auch in 28, ganz zurückgeschlagen in 30. In Fig. 31 nur der oberen befreite Theil eines durchgewachsenen Funiculus. Fig. 32—35 Längsschnitte. Die Figuren 3, 4, 5, 6, 7 a, 7 b, 13 a, sind 2 Mal, die Figur 25, 6 Mal, die Figuren 24, 25 b, 26 a und b, 32 a, 33, 34, 9 Mal, 32 b, 35, 28 Mal, die Figuren 12 b, 13 b, 95 Mal, die übrigen annähernd 9 Mal oder unter 9 Mal vergrößert.

TAFEL VIII.

Fig. 36—46. Querschnitte durch verbildete Blüthen, um den Gefässbündelverlauf in denselben zu zeigen. Fig. 36—43 gehören von unten nach oben fortschreitend einer Blüthe, Fig. 44—46 einer anderen Blüthe an. Fig. 38 ist 95 Mal, die übrigen 16 Mal vergrößert.

Fig. 47. Querschnitt durch das centrale Gefässbündel eines Funiculus. Vergr. 230.

FIG. 48—88. HELENIUM HOOPESI.

Fig. 48—88. Verbildete und durchwachsende Ovula. Erklärung siehe im Text. Die Figuren 48—51, 74 und 75, 95 Mal, die übrigen 25 Mal vergrößert.

FIG. 89. BRASENIA PELTATA.

Fig. 89. In der Bauchnaht geöffnetes Carpid, um die Insertion der Eichen zu zeigen. Das Carpid durchsichtig gemacht, der Gefässbündelverlauf daher sichtbar. Schwach vergrößert.

FIG. 90. CABOMBA AQUATICA.

Fig. 90. In der Bauchnaht aufgeschlitztes durchsichtig gemachtes Carpid, um die Insertion der Ovula und den Gefässbündelverlauf zu zeigen. Schwach vergrößert.

FIG. 91—92. ASTROCARPUS SESAMOIDES.

Fig. 91. Ein Carpid durchsichtig gemacht, von der Seite gesehen, die Insertion des Eichens und den Gefässbündelverlauf zeigend. Schwach vergrößert.

Fig. 92. Das Carpid auseinandergeschlagen, ebenfalls durchsichtig gemacht. Schwach vergrößert.

TAFEL IX.

FIG. 1 u. 2. TAXUS BACCATA.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt, den bei Seite gedrängten Vegetationskegel des Primansprösschens und das junge Secundansprösschen zeigend. Vergr. circa 60.

Fig. 2. Anlage des Ovulums auf dem Secundansprösschen. Vergr. circa 60.

FIG. 3—10. CEPHALOTAXUS FORTUNEI.

Fig. 3. Längsschnitt durch eine Ovular-Anlage und dem neben ihr befindlichen Vegetationskegel des Primansprösschens. Vergr. 25.

Fig. 4. Die ganze kleine zweiblühige Inflorescenz von vorn gesehen. Vergr. 25.

Fig. 5 a. Querschnitt durch die Rhachis, die Gefässbündelvertheilung, Fig. 5 b den Austritt der Gefässbündel zeigend. Vergr. 6.

Fig. 6 u. 7. Der Gefässbündelverlauf in der kleinen zweiblühigen Inflorescenz. Vergr. 6.

Fig. 8. Gefässbündel in der Basis des ausgegliederten Eichens.

Fig. 9 u. 10. Weiterer Verlauf der Bündel in dem Eichen. Vergr. 6.

FIG. 11 u. 12. GINKGO BILOBA.

Fig. 11. Vierblühige Inflorescenz in natürlicher Grösse.

Fig. 12. Aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Inflorescenzstiel bis zur Insertionsstelle der Ovula. a—e gehören zusammen, ebenso aa—cc; aaa, aaaa und α sind einzeln verschiedenen Blütenständen entnommen. Vergr. 4.

FIG. 13. PODOCARPUS CHINENSIS.

Fig. 13 a—f. Aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Eichensstiel und das Eichen. Vergr. 6.

FIG. 14. ARAUCARIA BRASILIANA.

Fig. 14 a—e. Gefässbündelverlauf innerhalb der Fruchtschuppe. Vergr. 4.

FIG. 15. ARAUCARIA EXCELSA.

Fig. 15 a—h. Gefässbündelverlauf innerhalb der Fruchtschuppe. Vergr. 4.

FIG. 16—21. TAXUS BACCATA.

Fig. 16. Die Anlage des Eichens im medianen Längsschnitt. Vergr. 230.

Fig. 17. Weiter vorgerückter Zustand des Eichens im medianen Längsschnitt. Vergr. 230.

TAFEL X.

- Fig. 18. Die Epidermis des Nucellus ist in Theilung eingetreten. Die untersten Zellen der centralen Reihen, welche durch Theilung aus einer subepidermoidalen Zellschicht entstanden, beginnen sich als Embryosack-Mutterzellen etwas zu markiren. Vergr. 230.
- Fig. 19. Die Embryosack-Mutterzellen, die rechts gelegene in 3 Zellen getheilt. Vergr. 400.
- Fig. 20. Die mittlere und die rechte Mutterzelle in je drei Zellen getheilt. Vergr. 400.
- Fig. 21. Längsschnitt durch das ganze Eichen, die Lage der Embryosack-Mutterzellen in demselben markirt. Vergr. 35.

FIG. 22—23. PINUS PUMILIO.

- Fig. 22. Längsschnitt durch ein junges Eichen. Ein Pollenkorn auf der Kernwarze. Die Embryosack-Mutterzelle mit Stärke gefüllt. Vergr. 23.
- Fig. 23. Viel älteres Eichen sammt Integument. Der Embryosack mit 4 Kernen; in lockeren Zellen eingebettet. Vergr. 54.

FIG. 24—32. LARIX EUROPAEA.

- Fig. 24. Junges Eichen; Anlage des Integuments. Embryosack-Mutterzelle und Tapetenzelle. Vergr. 230.
- Fig. 25. Die Embryosack-Mutterzelle ist in zwei Schwesterzellen zerfallen, der Zellkern der oberen ist in den Theilungszustand eingetreten. Vergr. 230.
- Fig. 26. An Stelle der Embryosack-Mutterzelle eine untere grössere und zwei obere kleinere Zellen. Vergr. 230.
- Fig. 27. Ein ähnlicher Zustand. Vergr. 230.
- Fig. 28. Ovulum sammt Integument auf dem Stadium der Fig. 27. 54 Mal vergrössert.

TAFEL XI.

- Fig. 29 u. 30. Verdrängung der beiden oberen Schwesterzellen; die Tapetenzellen haben sich hingegen vermehrt. Vergr. 230.

Fig. 31. Zwei Kerne im Embryosack.

Fig. 32. Eichen sammt Integument, der Embryosack in lockerem Zellgewebe eingebettet. Vergr. 54.

FIG. 33 u. 34. EPHEDRA CAMPYLOPODA.

Fig. 33. Ovulum nach Anlage der beiden Integumente. Die Embryosackmutter bereits markirt, ihr Kern in Theilung. Vergr. 230.

Fig. 34. Die Embryosack-Mutterzelle in drei Zellen zerlegt. Vergr. 230.

FIG. 35—67. GNETUM GNEMON.

Fig. 35 a. Junge weibliche Inflorescenz-Anlage, 6 Mal vergrössert.

Fig. 35 b. Die Achsel des dritten Blattes von oben in Fig. 35a. Vergr. 230.

Fig. 35 c. Die Achsel des fünften Blattes von oben in Fig 35a. Vergr. 230.

Fig. 36. Erhebung aus dem axillaren Wall zur Anlage des Eichens. Tangentialer Längsschnitt. Vergr. 230.

Fig. 37. Etwas vorgerückter Zustand. Tangentialer Längsschnitt. Vergr. 230.

Fig. 38. Anlage des äusseren Integuments. Tangentialer Längsschnitt. Vergr. 230.

Fig. 39. Etwas weiterer Zustand in radialem Längsschnitt. Vergr. 230.

Fig. 40. Derselbe Zustand in tangentialem Längsschnitt. Vergr. 230.

TAFEL XII.

Fig. 41. Weiter vorgerückter Zustand als in Fig. 40. Tangentialer Längsschnitt. Vergr. 230.

Fig. 42. Derselbe Zustand in radialem Längsschnitt, 25 Mal vergrössert.

Fig. 43. Die ganze Ovularanlage in diesem Zustande, schräg von oben. Vergr. 40.

- Fig. 44. Nächstfolgender Zustand in radialem Längsschnitt. Vergr. 330.
- Fig. 45. Anlage des zweiten Integuments. Vergr. 230.
- Fig. 46. Das Eichen auf diesem Zustand schräg von oben. Vergr. 40.
- Fig. 47. Erste Andeutung der Anlage eines dritten Integuments. Vergr. 230.
- Fig. 48. Nucellus und die beiden oberen Integumente. Vergr. 230.

TAFEL XIII.

- Fig. 49 a u. b. In a das ganze Ovulum, in b der innere Theil mit den beiden oberen Integumenten. Vergr. 230.
- Fig. 50. Die Ovula schräg von oben auf diesem Entwicklungszustande. Vergr. 95.
- Fig. 51. Streckung der subepidermoidalen Zellen im Scheitel des Nucellus zur Anlage der Embryosack-Mutterzellen. Vergr. 400.
- Fig. 52. Diese Zellen getheilt. Vergr. 400.
- Fig. 53 u. 55. Weitere Theilungen der Tapetenzelle. In der Embryosack-Mutterzelle rechts, Fig. 55, der Kern in eine neue Theilung eintretend. Vergr. 400.
- Fig. 54. Drei Embryosack-Mutterzellen, die Tapetenzellen wiederholt getheilt. Vergr. 400.
- Fig. 56. Die Embryosack-Mutterzellen in je zwei Zellen zerlegt, die Embryosack-Mutterzelle links verdrängt. Vergr. 400.

TAFEL XIV.

- Fig. 57. Die Schwesterzellen der Embryosäcke in Verdrängung begriffen. Vergr. 400.
- Fig. 58. Die Embryosack-Anlage rechts verdrängt, in der linken Embryosack-Anlage zwei Kerne. Vergr. 400.
- Fig. 59. Zwei Embryosack-Anlagen weiter entwickelt, mit je vier Kernen. Vergr. 400.

- Fig. 60. Zwei Schwesterzellen rechts sind zu Embryosack-Anlagen geworden, eine links. Die Anlagen rechts zeigen je zwei Kerne, die Anlage links den Zellkern in Theilung. Vergr. 400.
- Fig. 61. Eine Anlage hat alle anderen verdrängt, sie führt vier Kerne. Vergr. 400.
- Fig. 62. Ebenso, die Tapetenzellen werden aber hier ausnahmsweise auch verdrängt. Vergr. 400.
- Fig. 63. Embryosack auf älterem Zustande mit zahlreichen Kernen. Vergr. 400.
- Fig. 64. Längsschnitt durch das ganze Ovulum auf gleichem Entwicklungszustande wie Fig. 63. Vergr. 25.
- Fig. 65. Gefässbündelverlauf in der weiblichen Inflorescenz und den weiblichen Blüthen. Vergr. 4.
- Fig. 66. Schema des Gefässbündelverlaufs in der weiblichen Blüthe.
- Fig. 67. Gefässbündelverlauf in der männlichen Inflorescenz. Vergr. 4.

TAFEL XV.

FIG. a, b u. 1—8. PICEA VULGARIS.

- Fig. a u. b. Durchwachsene Zapfen nach Oersted copirt.
- Fig. 1 a u. b. Querschnitte durch eine verbildete Fruchtschuppe. Vergr. 10.
- Fig. 2. Eine in drei Theile sich spaltende Fruchtschuppe, mit aufrechten Eichen.
- Fig. 3. Ziemlich stark gespalten.
- Fig. 4. Bei a von der Rhachis-Seite, bei b von der Deckblattseite, bei c im Querschnitt.
- Fig. 5. Zwei Eichen in der Mediane der Schuppen übereinander inserirt, das untere zurückgeschlagen.
- Fig. 6. Die Fruchtschuppe dreitheilig.
- Fig. 7. Gespaltene Fruchtschuppe mit Deckblatt.
- Fig. 8. Die beiden Hälften der Fruchtschuppe mit der Rhachis-seite stark nach aussen gewendet.

FIG. 9—29. TSUGA BRUNONIANA.

Fig. 9—15. Durchwachsene Fruchtschuppen. Die Erklärung im Text. In Fig. 11, 12, 14, so wie überall, a von der Rhachis-seite, b von der Deckblattseite.

Fig. 16—29. Querschnitte der durchwachsenen Fruchtschuppen von unten nach oben fortschreitend, doch nicht alle von derselben Fruchtschuppe.

TAFEL XVI.

FIG. 1—21. JUNIPERUS VIRGINIANA.

Fig. 1. Junges Archegonium. Vergr. 230.

Fig. 2. Etwas älteres Archegonium. Vergr. 230.

Fig. 3. Archegonium kurz vor der Theilung des Kerns der Centralzelle. Vergr. 230.

Fig. 4. Vordere Hälfte zweier Archegonien. Kerne in Theilung. Vergr. 230.

Fig. 5 a. In den Eiern die Kanalzelle und die noch kleinen Eikerne zu sehen. Vergr. 95.

Fig. 5 b. Ein ähnliches Ei stärker vergrößert, 230 Mal.

Fig. 6 a u. b. Fortschreiten des Eikerns nach dem Inneren des Eies, Grössenzunahme desselben. Vergr. 95.

Fig. 7 a u. b. Augenblick der Befruchtung; in den Eiern der Spermakern und der Eikern. Vergr. 230.

Fig. 8. Augenblick der Berührung von Spermakern und Eikern. Vergr. 230.

Fig. 9. Die Keimkerne füllen sich mit Stärke, der Keimkern rechts beginnt seine Wanderung nach dem organischen Eischeitel. Vergr. 230.

Fig. 10. Die Wanderung des Keimkerns zeigend. Vergr. 230.

TAFEL XVII.

Fig. 11. Das Wandern des Keimkerns wird durch Vacuolen aufgehalten, der Keimkern links hat sich unterwegs getheilt. Vergr. 230.

- Fig. 12. Der Keimkern im Eischeitel. Vergr. 230.
Fig. 13 u. 14. Die Kernsubstanz zur Kernspindel zusammengezogen. Vergr. 230.
Fig. 15, 16 u. 17. Zwei Kerne im Eischeitel. Vergr. 230.
Fig. 18. Der Keimkern durch succedane Theilung in 9 Kerne zerfallen, die im ganzen Ei plasma vertheilt sind und jeder von eigenem Plasma und Stärke umgeben. Abnormer Fall. Vergr. 230.
Fig. 19. Je zwei Kerne im Scheitel der beiden Eier. Vergr. 230.
Fig. 20. Diese getheilt, nunmehr vier Kerne, Abgrenzung der Zellen gegen einander. Vergr. 230.
Fig. 21. Nach vollendeter Viertheilung. Vergr. 230.

FIG. 22—28. PICEA UND PINUS.

- Fig. 22. Das Ei im Augenblick der Befruchtung. Vergr. 95.
Fig. 23. Der Keimkern beginnt seine Wanderung nach dem Eischeitel. Vergr. 95.
Fig. 24. Der Keimkern im Eischeitel. Vergr. 95.
Fig. 25. Der Keimkern in Theilung, der Eischeitel schräg von oben gesehen. Vergr. 95.
Fig. 26. Zwei Kerne im Eischeitel. Vergr. 95.
Fig. 27 u. 28. Je vier Kerne im Eischeitel. Vergr. 95.
Fig. 29. Die vier Kerne in Theilung. Vergr. 95.

FIG. 30. GINKGO BILOBA.

- Fig. 30. Das Archegonium und Ei zur Befruchtungszeit. Vergr. 95.

FIG. 31—48. EPHEDRA ALTISSIMA.

- Fig. 31. Das Ei zur Befruchtungszeit. Vergr. 95.
Fig. 32. Zwei Zellkerne im Ei. Vergr. 95.
Fig. 33. Vier Zellkerne im Ei. Vergr. 95.
Fig. 34. Acht Zellkerne im Ei. Vergr. 95.
Fig. 35. Bildung freier Zellen um die Zellkerne. Vergr. 95.

TAFEL XVIII.

- Fig. 36. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel des Nucellus. Die Pollenkörner und Pollenschläuche zu sehen. In den Eiern die entstandenen Keimzellen. Die eine links zum Schlauch auswachsend und getheilt. Vergr. 95.
- Fig. 37—41. Das Auswachsen der Embryonalschläuche zeigend.
- Fig. 42 u. 43. Junge Keimanlagen, a gegen b um 90 Grad gedreht. Vergr. 230.
- Fig. 44. a bei höherer, b bei tieferer Einstellung. Vergr. 230.
- Fig. 45 u. 46. Nächstfolgende Stadien; b um 90 Grad gegen a. Vergr. 230.
- Fig. 47 u. 48. Etwas ältere Keimanlagen. Vergr. 230.

TAFEL XIX.

FIG. 49—62. CEPHALOTAXUS FORTUNEL.

- Fig. 49. Keim-Anlage noch im Archegonium. Vergr. 95.
- Fig. 50—61. Aufeinanderfolgende Stadien der Keimentwicklung. Die inhaltsarmen Zellen am Scheitel werden abgestossen. Die Figuren 50, 51, 52, 54, 55, 61 sind 95 Mal, die Figuren 53, 57, 58, 59, 60, 230 Mal, die Figur 56, 25 Mal vergrößert.

TAFEL XX.

- Fig. 62. Fertiger Keim. 59 Mal vergrößert.

FIG. 63—80. ARAUCARIA BRASILIANA.

- Fig. 63 a. Längsschnitt durch den Nucellus-Scheitel kurz vor der Befruchtung. Vergr. 25.
- Fig. 63 b. Das Archegonium links aus 63 a stärker vergrößert. 95 Mal.
- Fig. 64. Längsschnitt durch den Nucellus-Scheitel nach vollzogener Befruchtung. Vergr. 25.
- Fig. 65. Leere Zellen im Pollenschlauchscheitel nach der Befruchtung. Vergr. 95.

- Fig. 66. Unterer Theil einer jungen Embryosack-Anlage, die Zellen der zweiten Etage noch nicht getheilt. Vergr. 230.
Fig. 67. Die Keimanlage innerhalb des Archegoniums. Die Zellen der zweiten Etage getheilt. Vergr. 230.
Fig. 68—70. Aufeinanderfolgende Stadien. Die Figur 68 u. 70 in optischem Durchschnitt. Fig. 69 von oben gesehen. Vergr. 230.

TAFEL XXI.

- Fig. 71—76. Weitere Stadien der Embryonal-Entwicklung.
Fig. 71 b um 90 Grad gegen 71 a. Der Scheitel aus inhaltsarmen Zellen wird bei 75 abgestossen. Fig. 71 a und 74, 40 Mal, 71 b, 71 c, 72, 73 und 75, 230 Mal, Fig. 76, 95 Mal vergrössert.
Fig. 77—78. Weitere Ausbildung des Keimes. Fig. 77, 79, 78 a, 9 Mal vergrössert, Fig. 78 b 95 Mal.

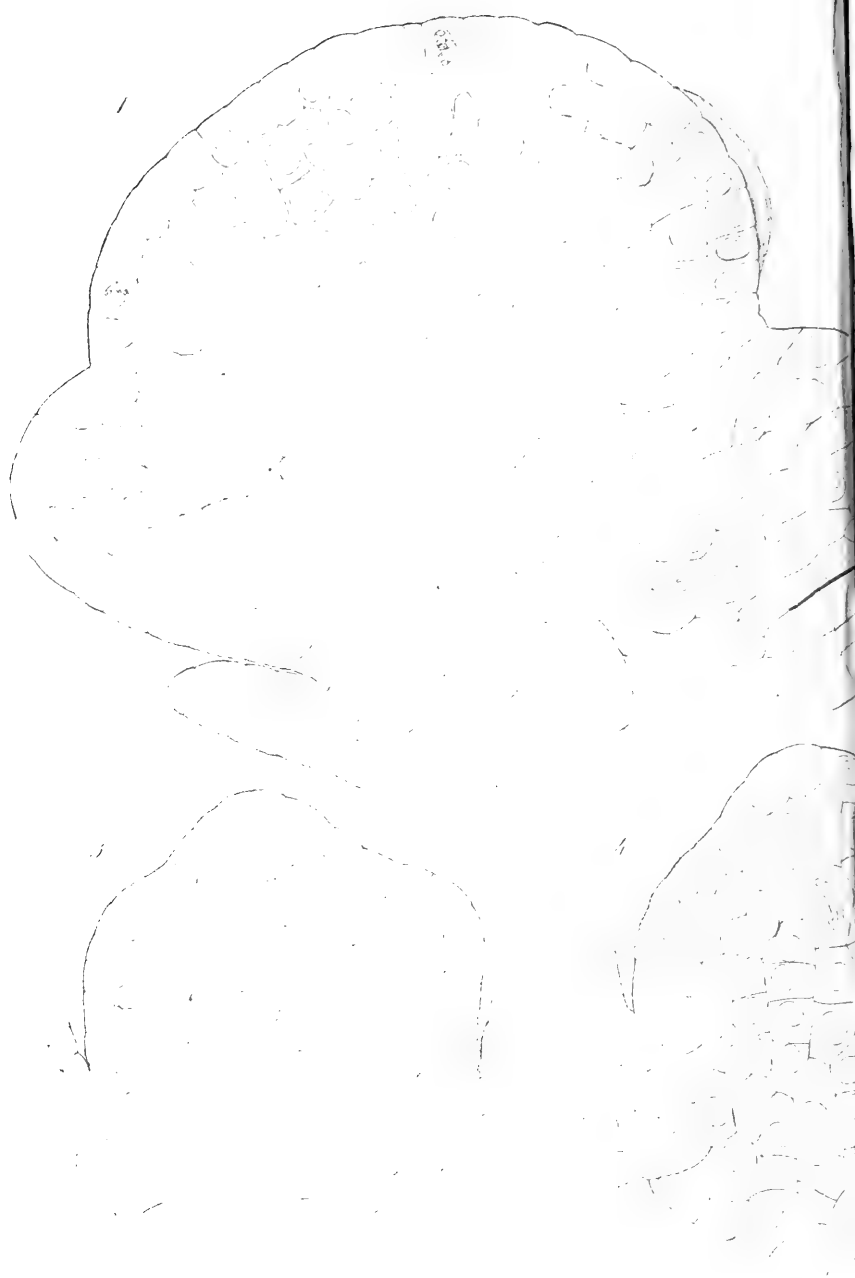
TAFEL XXII.

- Fig. 79. Halbfertiger Keim. Vergr. 9.
Fig. 80. Fertiger Keim. Bei 80 a in nat. Grösse, bei 80 b 6 Mal vergrössert.

FIG. 81—93. WELWITSCHIA MIRABILIS.

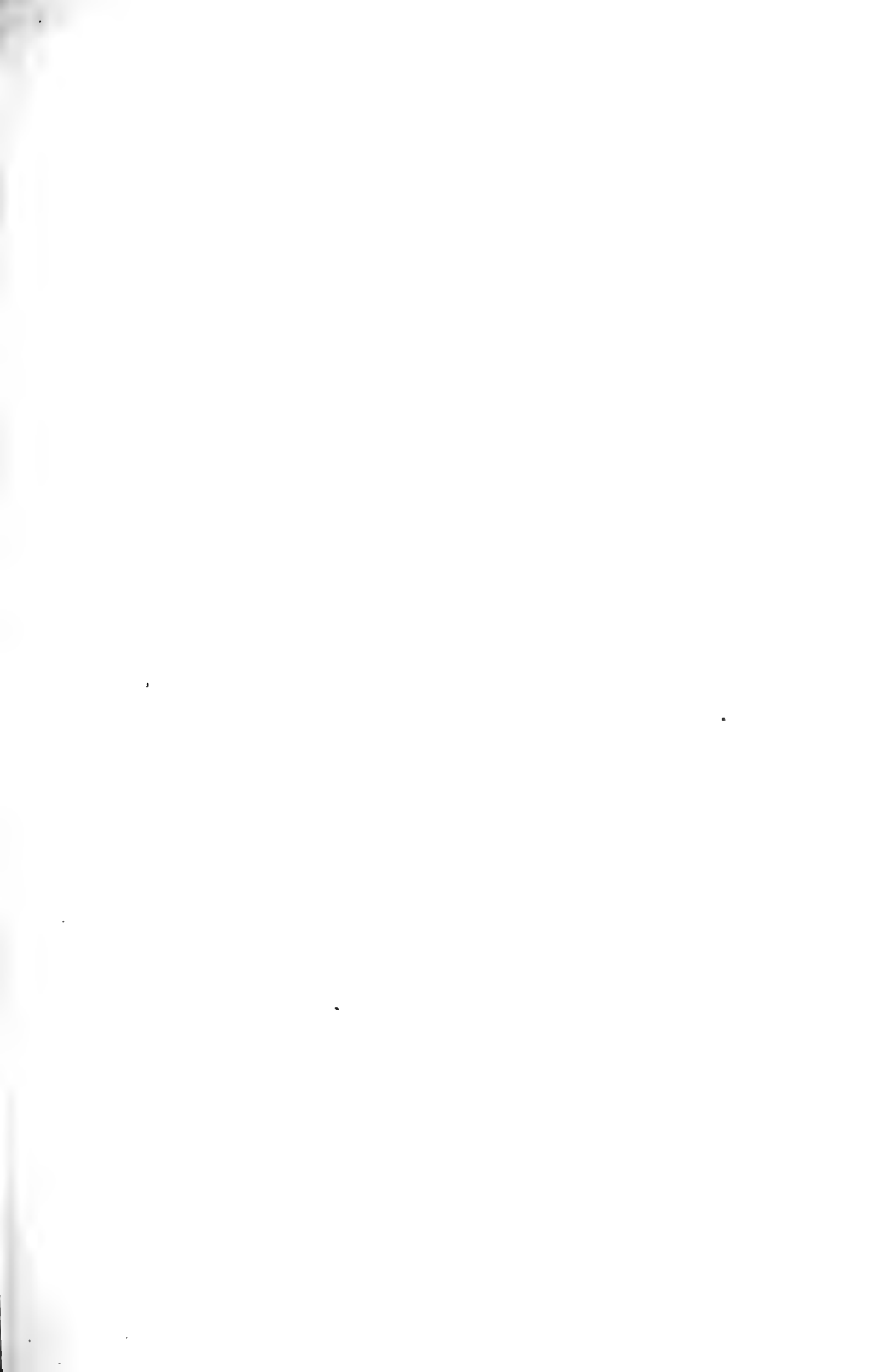
- Fig. 81—88. Aufeinanderfolgende Stadien der Keimentwicklung; b immer um 90 Grad gegen a. Vergr. 230.
Fig. 89 a. Die Keimanlage mit dem auseinandergezogenen Suspensor bei a 2 Mal, bei b 9 Mal vergrössert.
Fig. 90. Halbreife Anlage. Vergr. 9.
Fig. 91. Aehnliche Anlage im Längsschnitt. Vergr. 95.
Fig. 92. Fertiger Keim, bei a von der breiten, bei b von der schmalen Seite im Längsschnitt. Vergr. 5.
Fig. 93. Jüngerer Keim nach Entfernung des einen Keimblattes, von der breiten Seite. Vergr. 9.
-

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.



Eduard Strasburger mit det.







Edmund Strasburger ad nat det





Edmund Neuschärfer del.



34

35

36

37

38

39

40

41

42

43

44

45

46

47

48

49

50





Ed. Strasburger ad nat. del.





56



57



63.



58.



62.



61.



64.



59

60

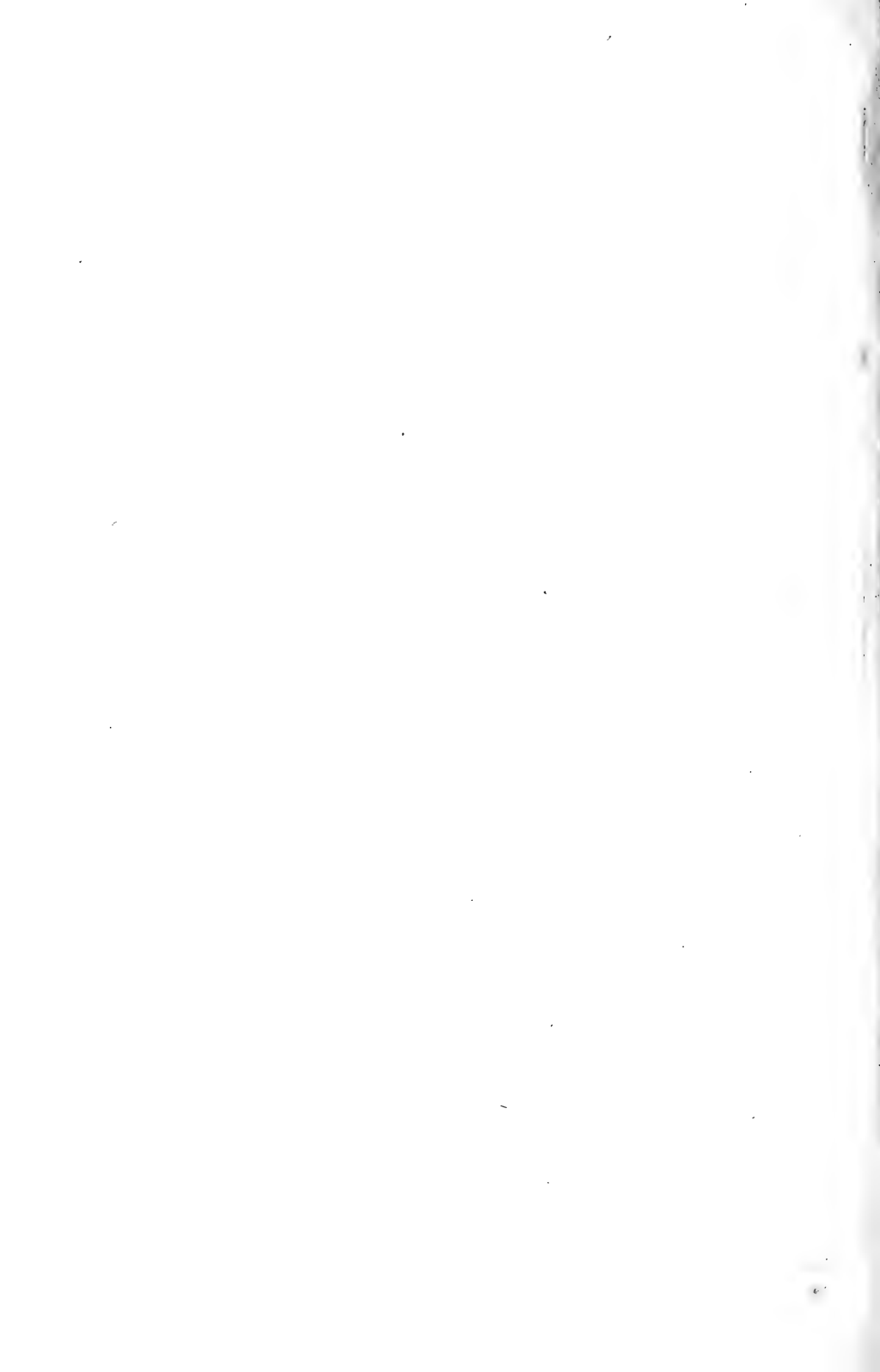
67

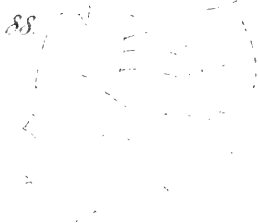
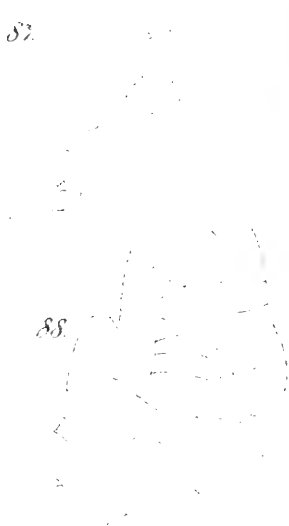
65

69

70

68





26

27

28



29

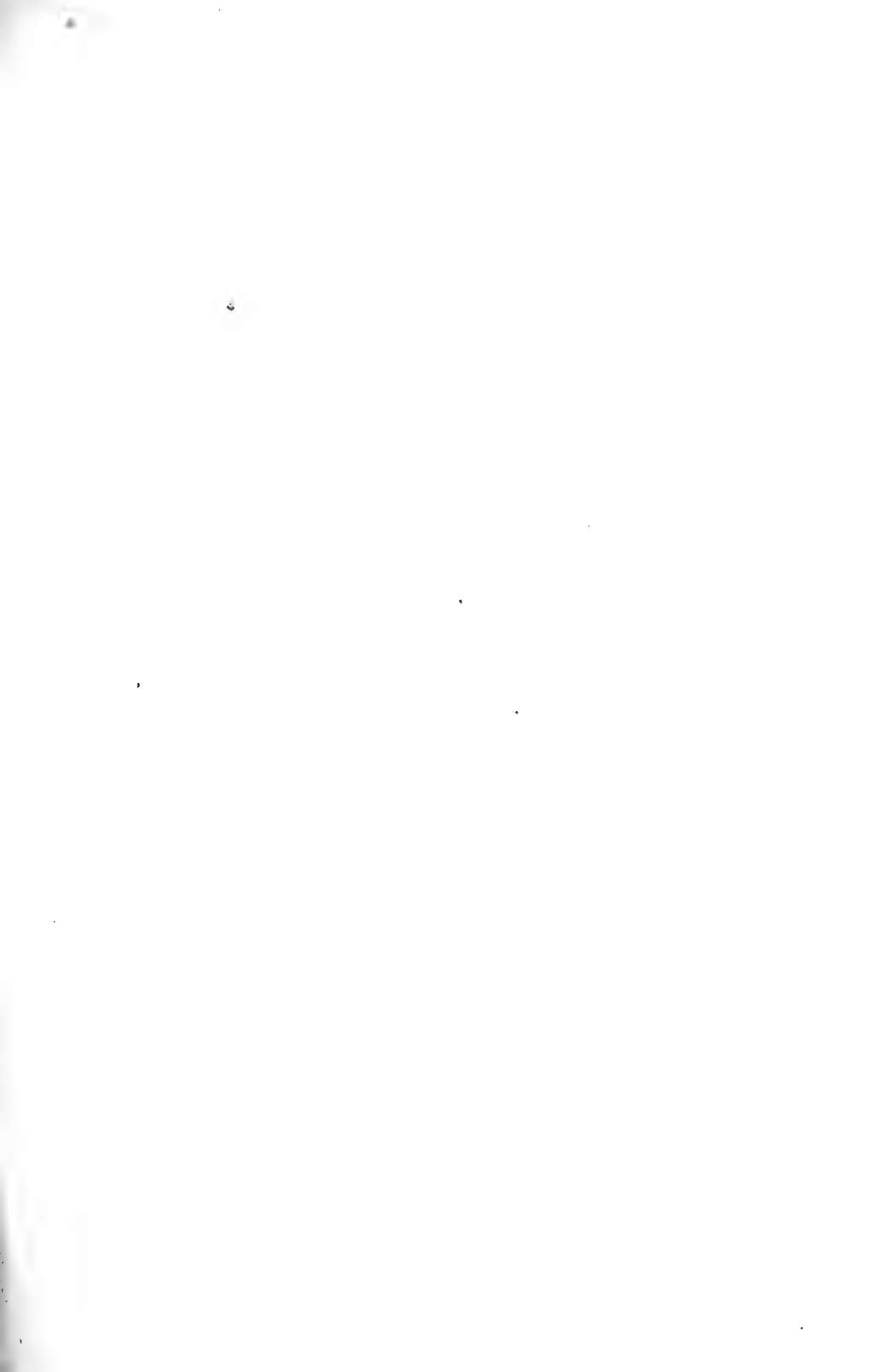
30

31

32

33

34







27

28

30

32

35



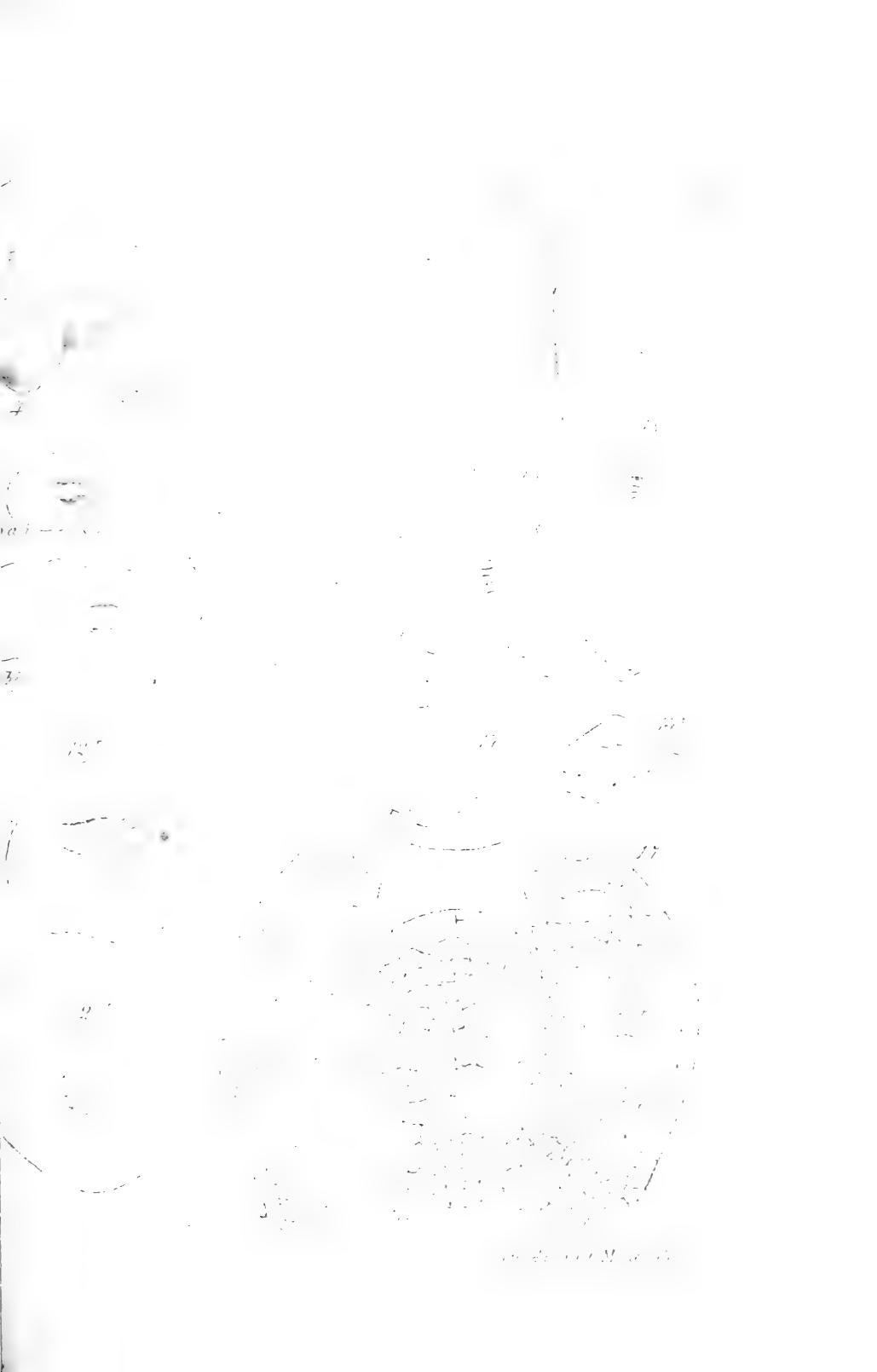




Fig. 1. Nomenclature of parts.

1. *Ph. longit.* = *Ph. longit.* = *Ph. longit.* = *Ph. longit.*





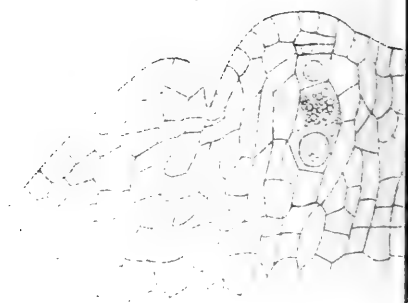




29



24



in the ... of ...



29

30

31

32

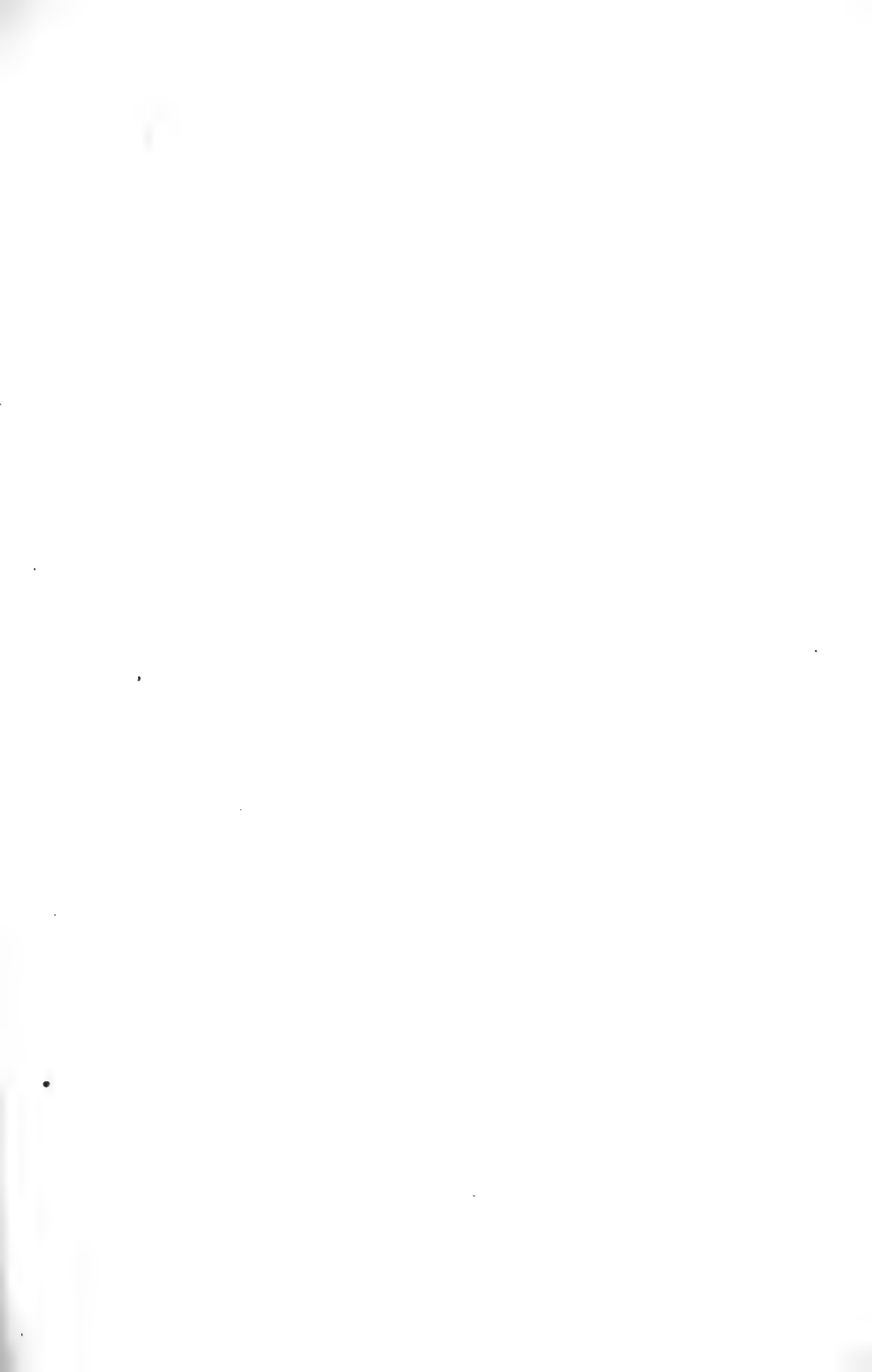
33

35^a

35^b

E. Strasburger ad nat. del.



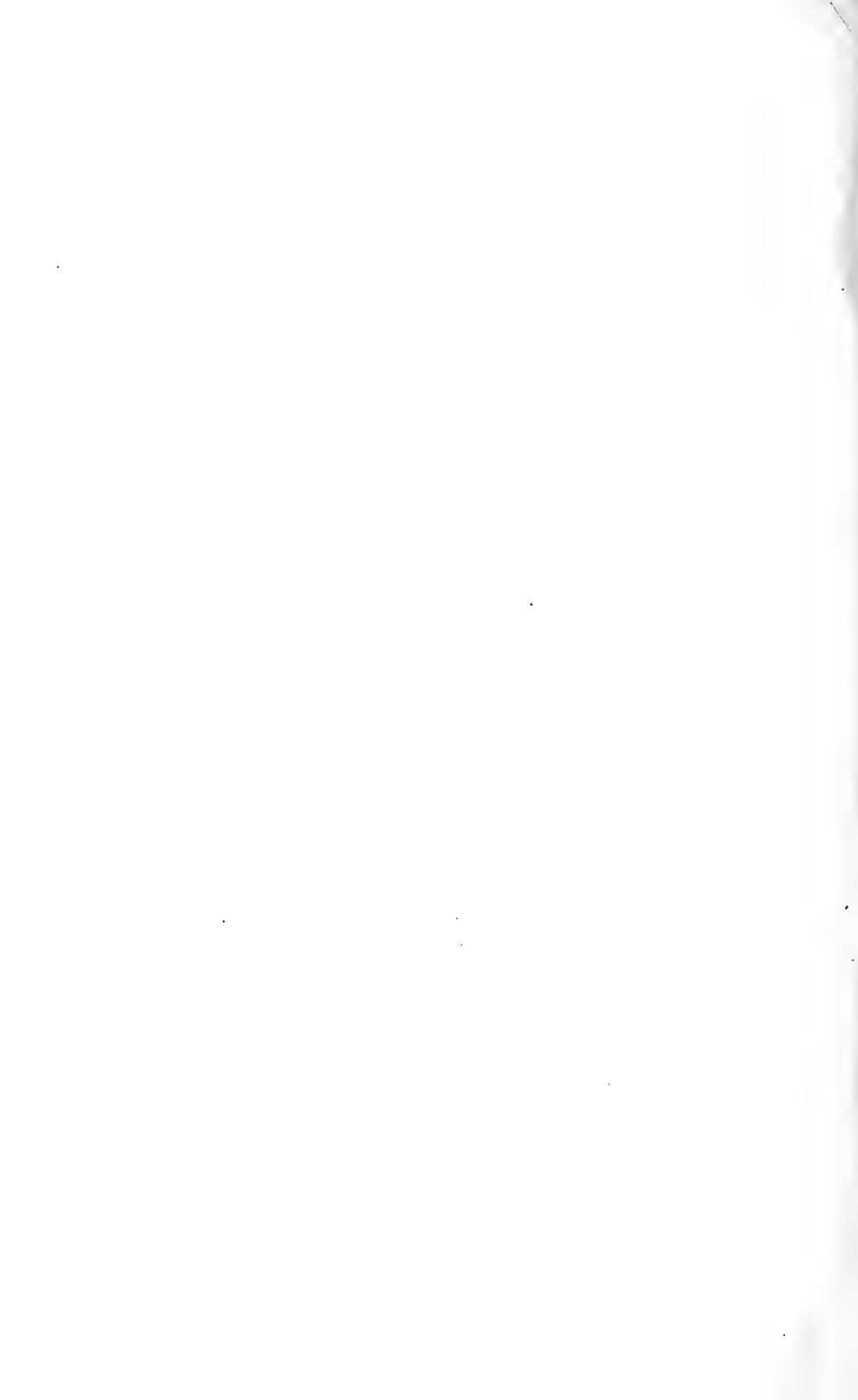


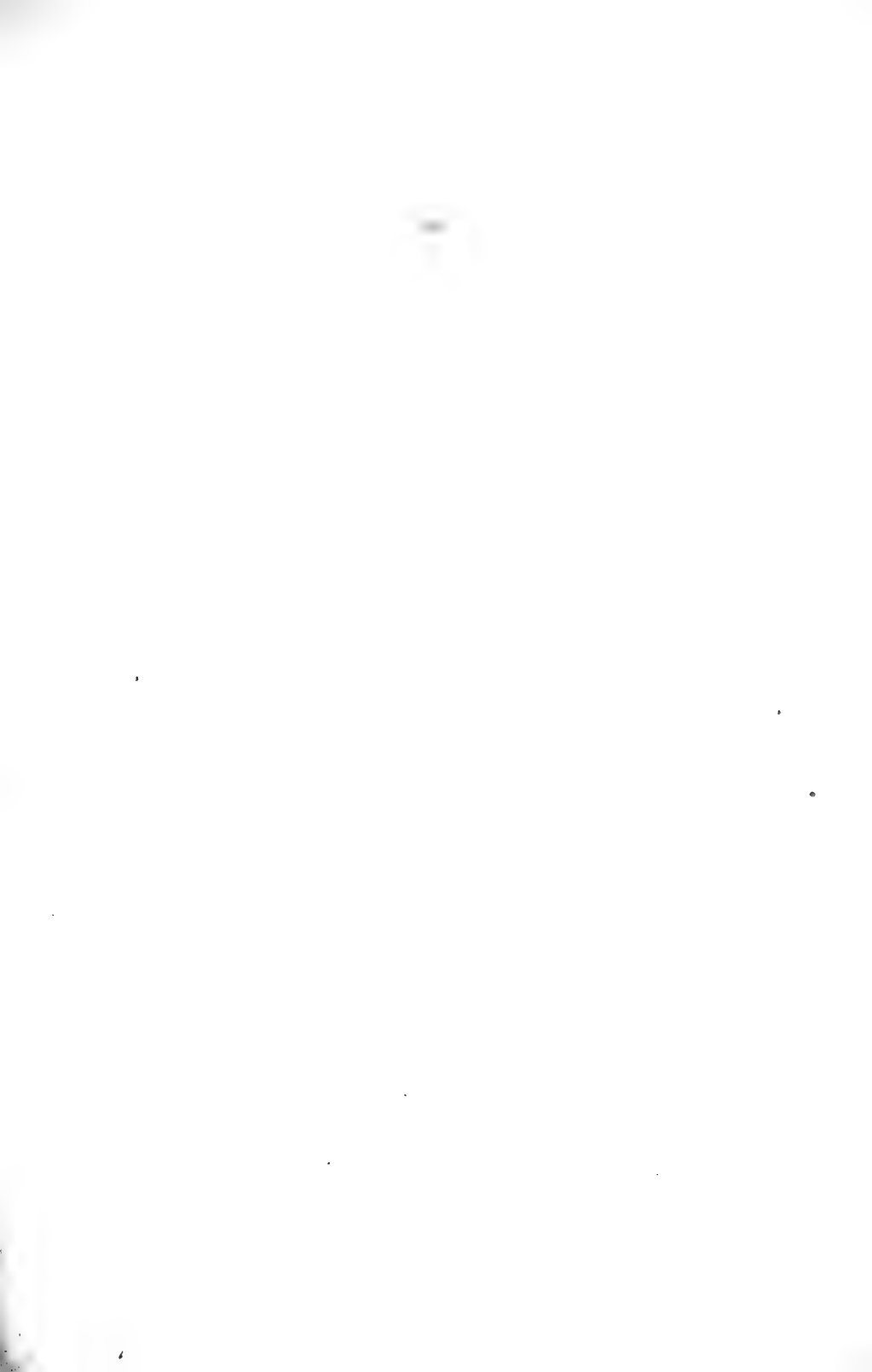


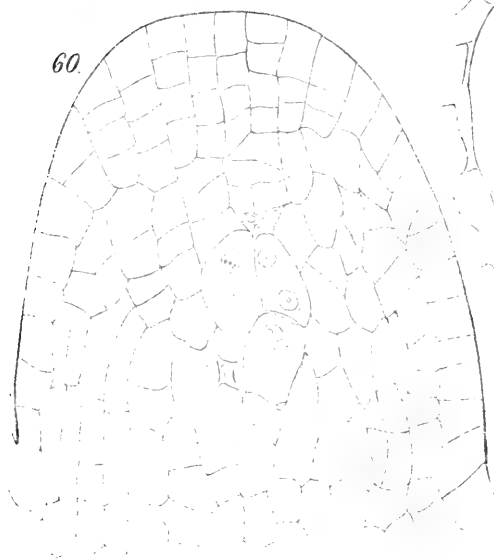
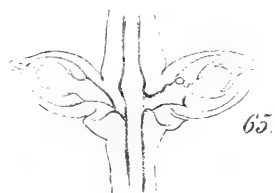
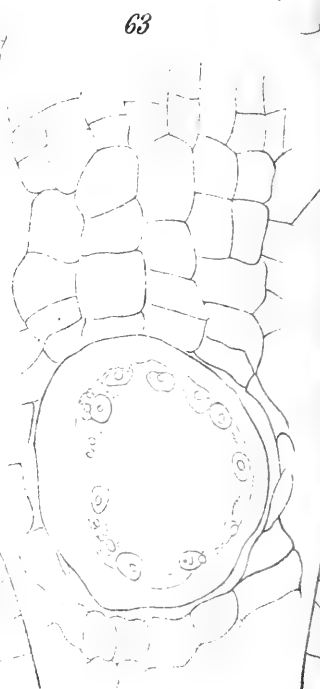
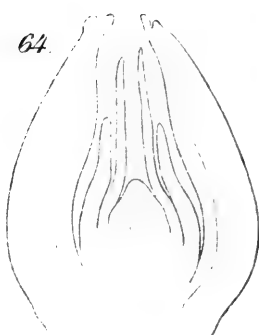
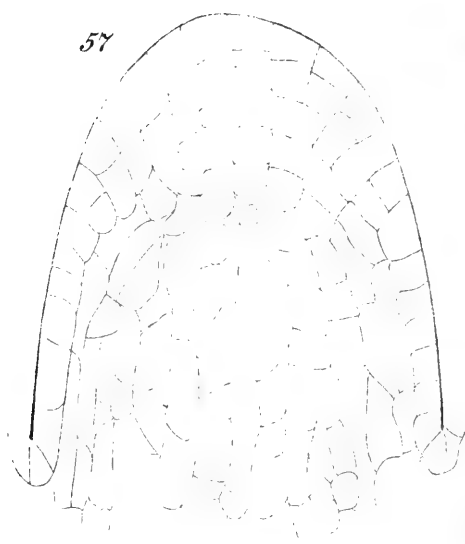




77. a







Ed. Strasburger ad nat del.

66

59

67

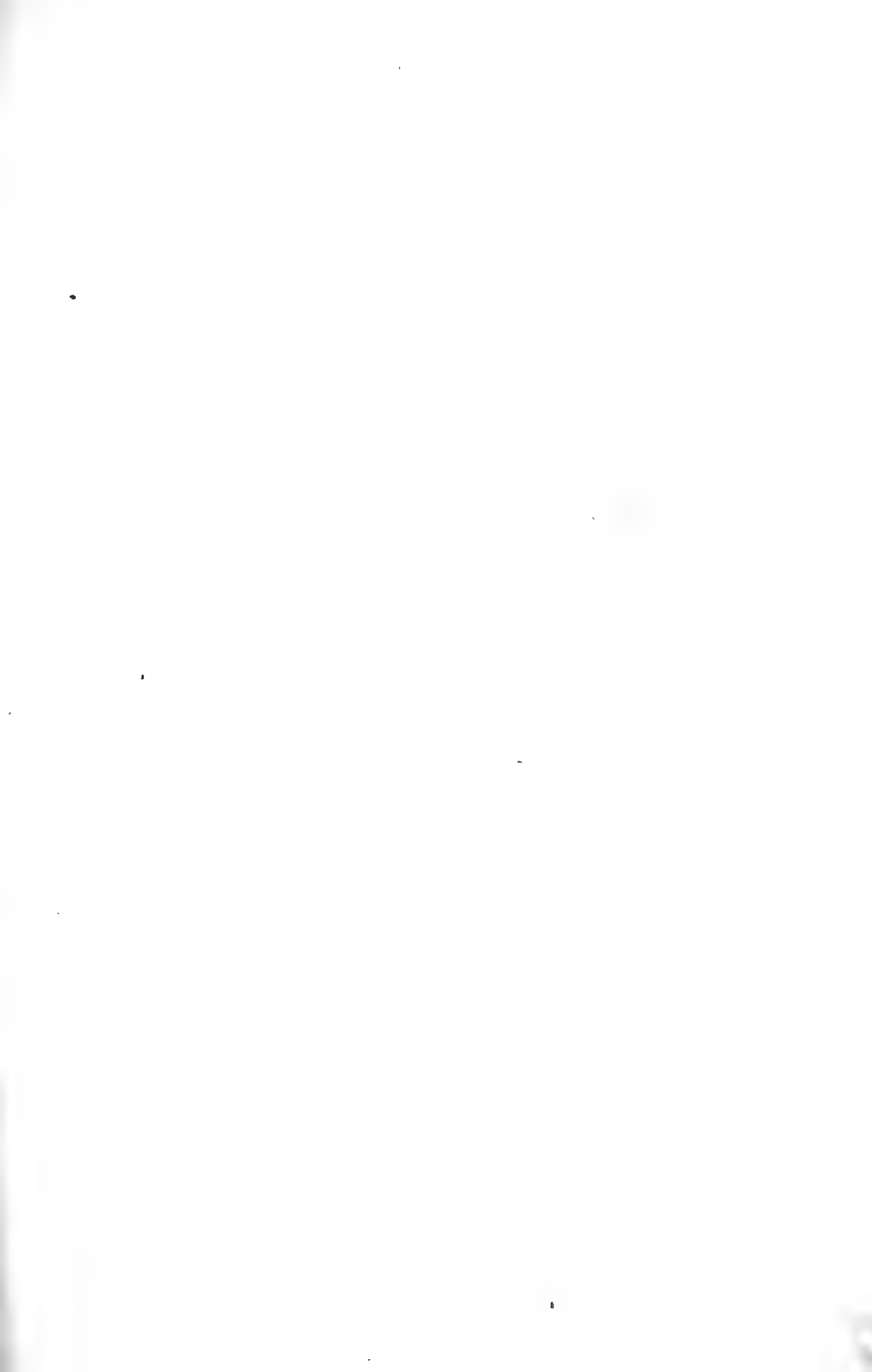
62





Eduard Strasburger ad nat del.





4. 3

7a.

9.

2.

7 b.

5th 6th 6th 6th

8



17

19

22

21

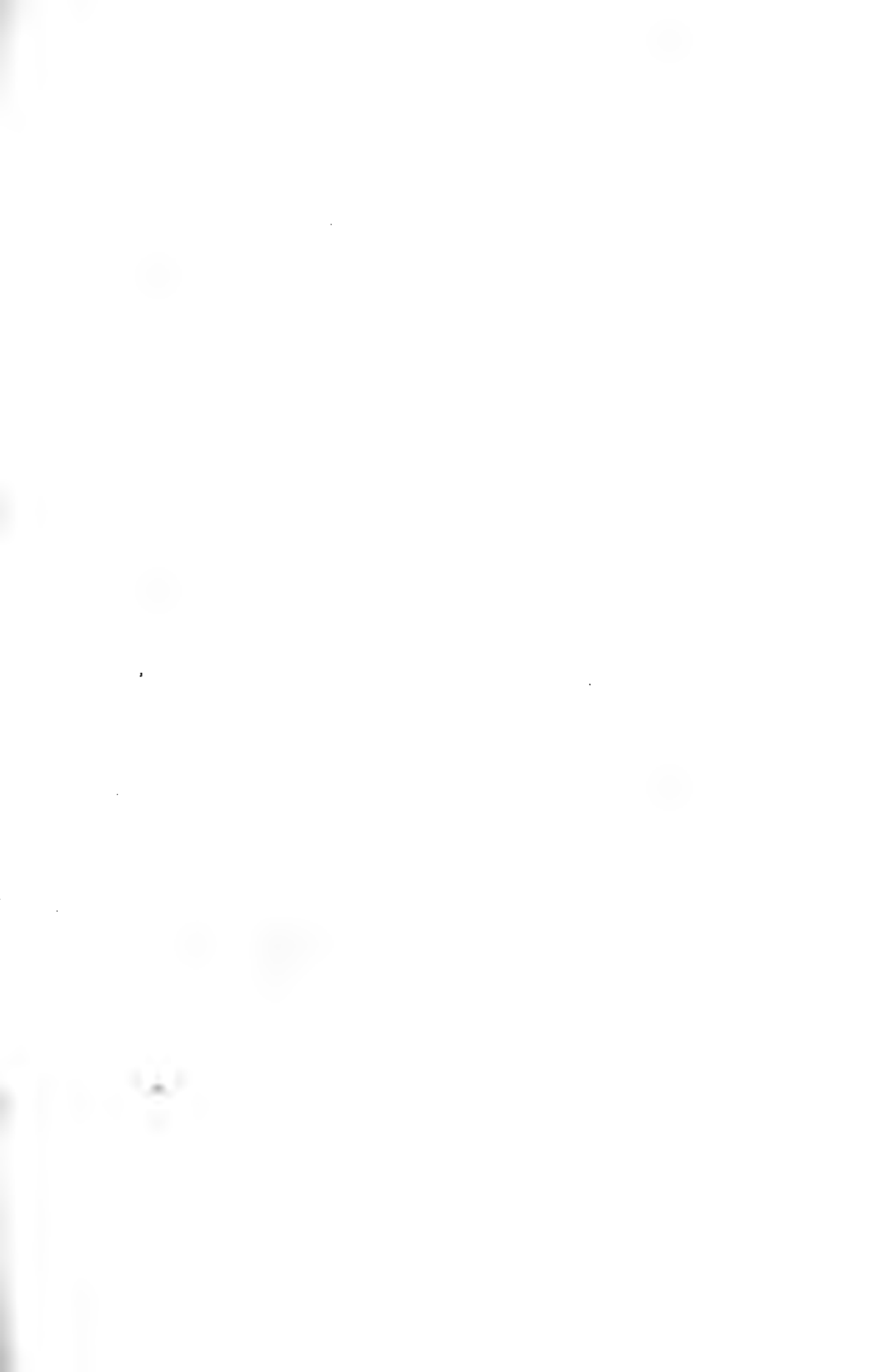
20

27

26

28

Edvard Streicher ad nos del







Lath. von Lame







Edvard Strachanget nat del.

58

59

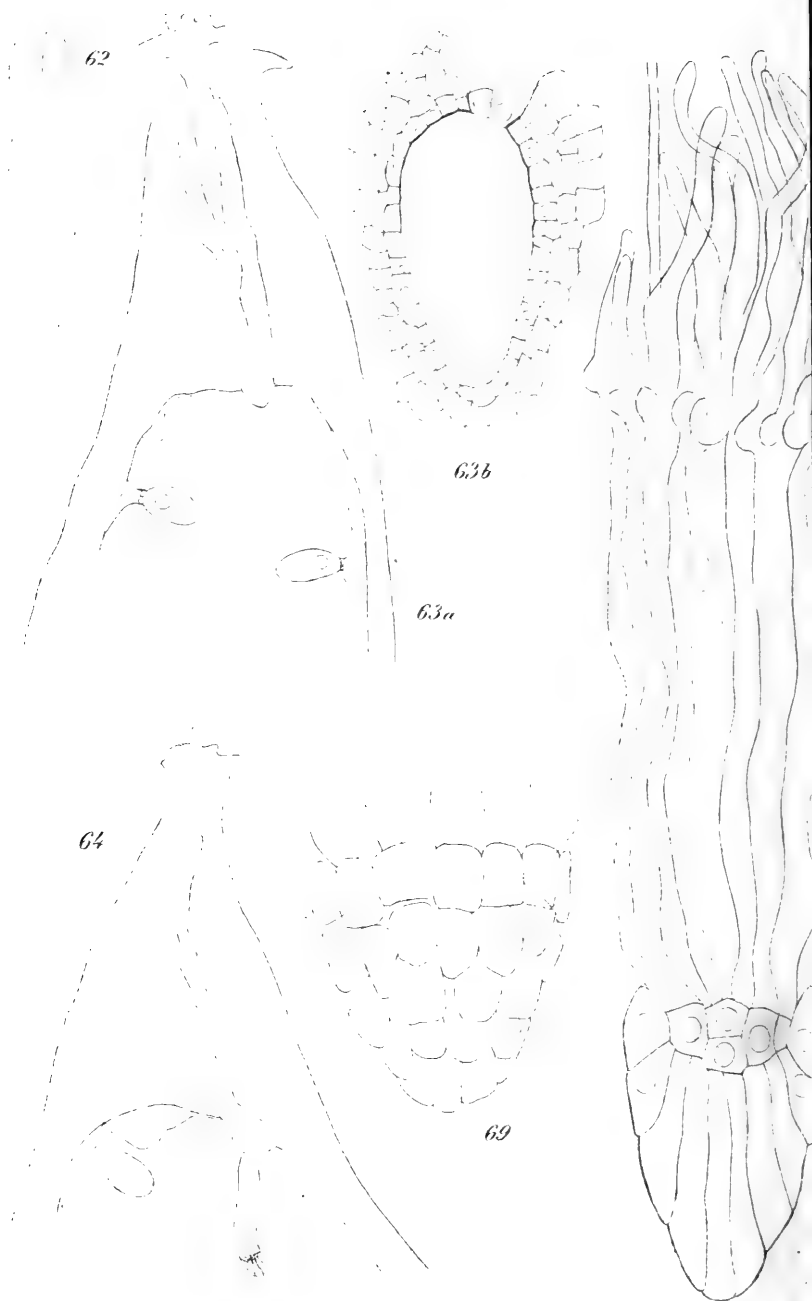
57

60

61

lith. v. Wittsch





Eduard Strasburger ad nat. del.

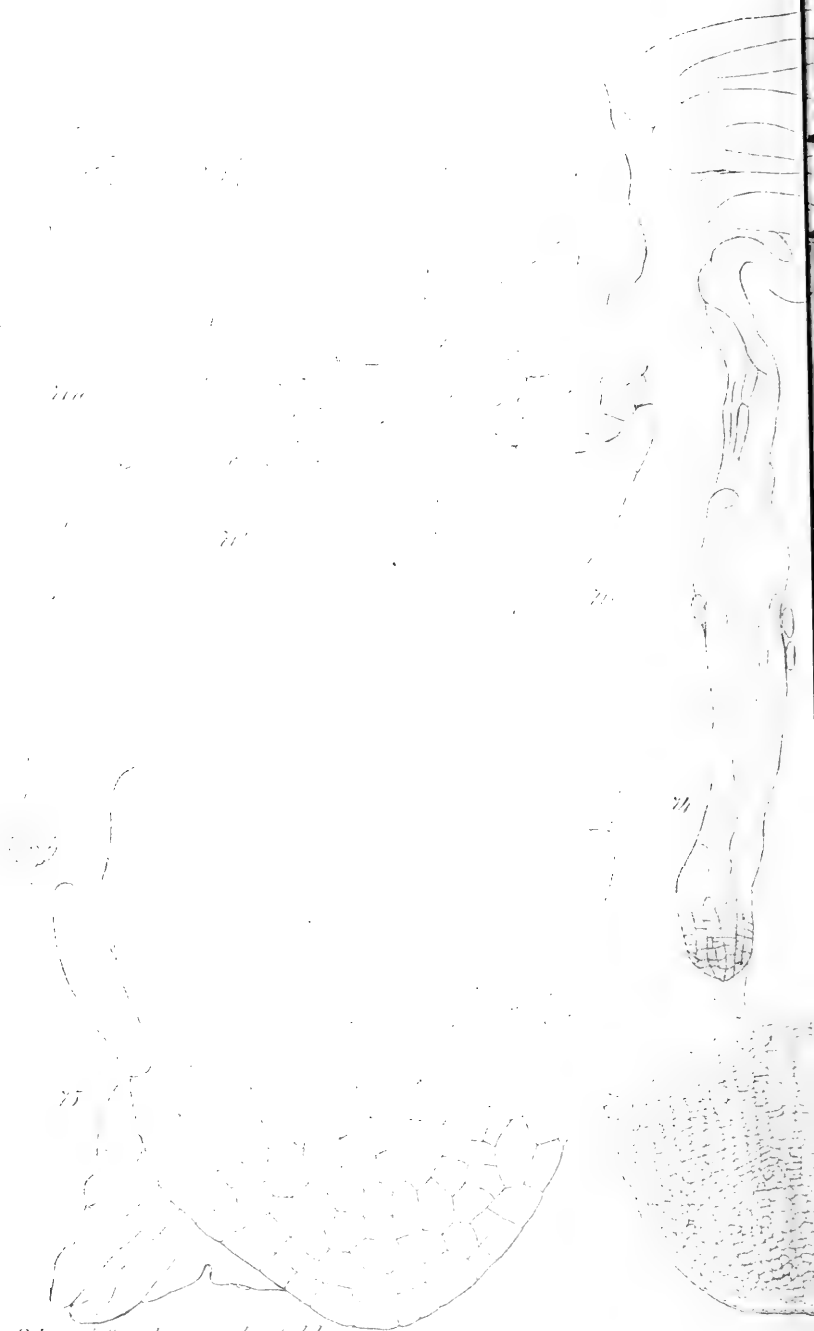
65

66

67

70

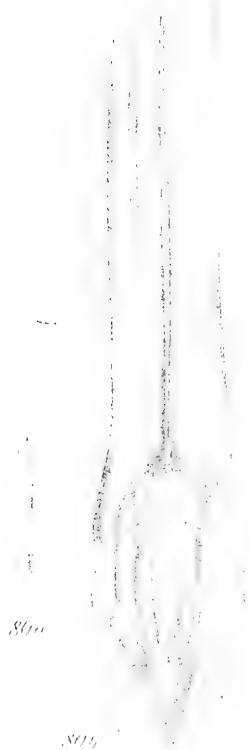
Lith. v. Goltzsch



Edward Stenburger ad nat del



82



81a

81b

86

87

84a

82a

89a

87

88

P. Pucc. Arachnophora et al.

80

81

82

83

84

85

86

87

88

89

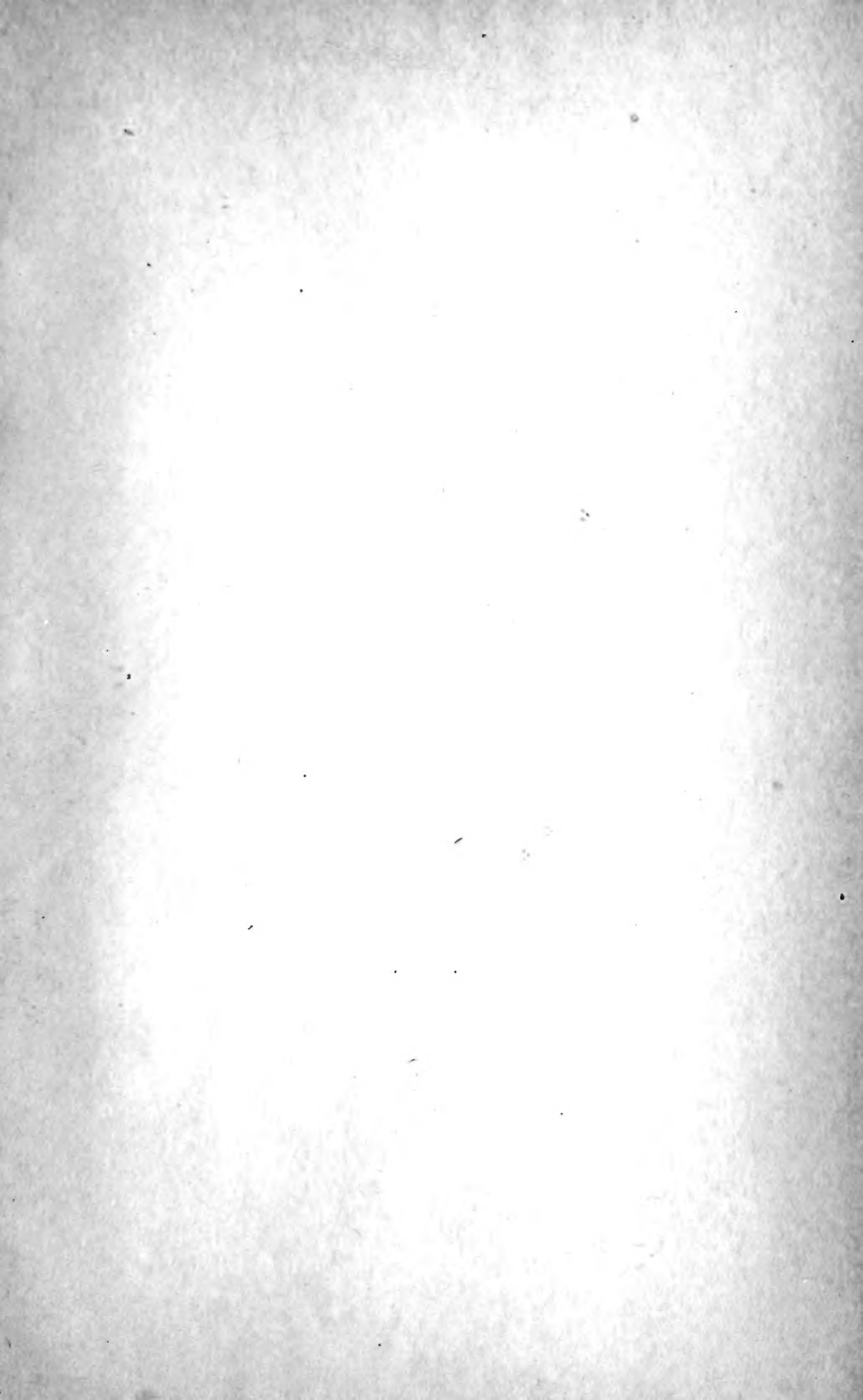
90

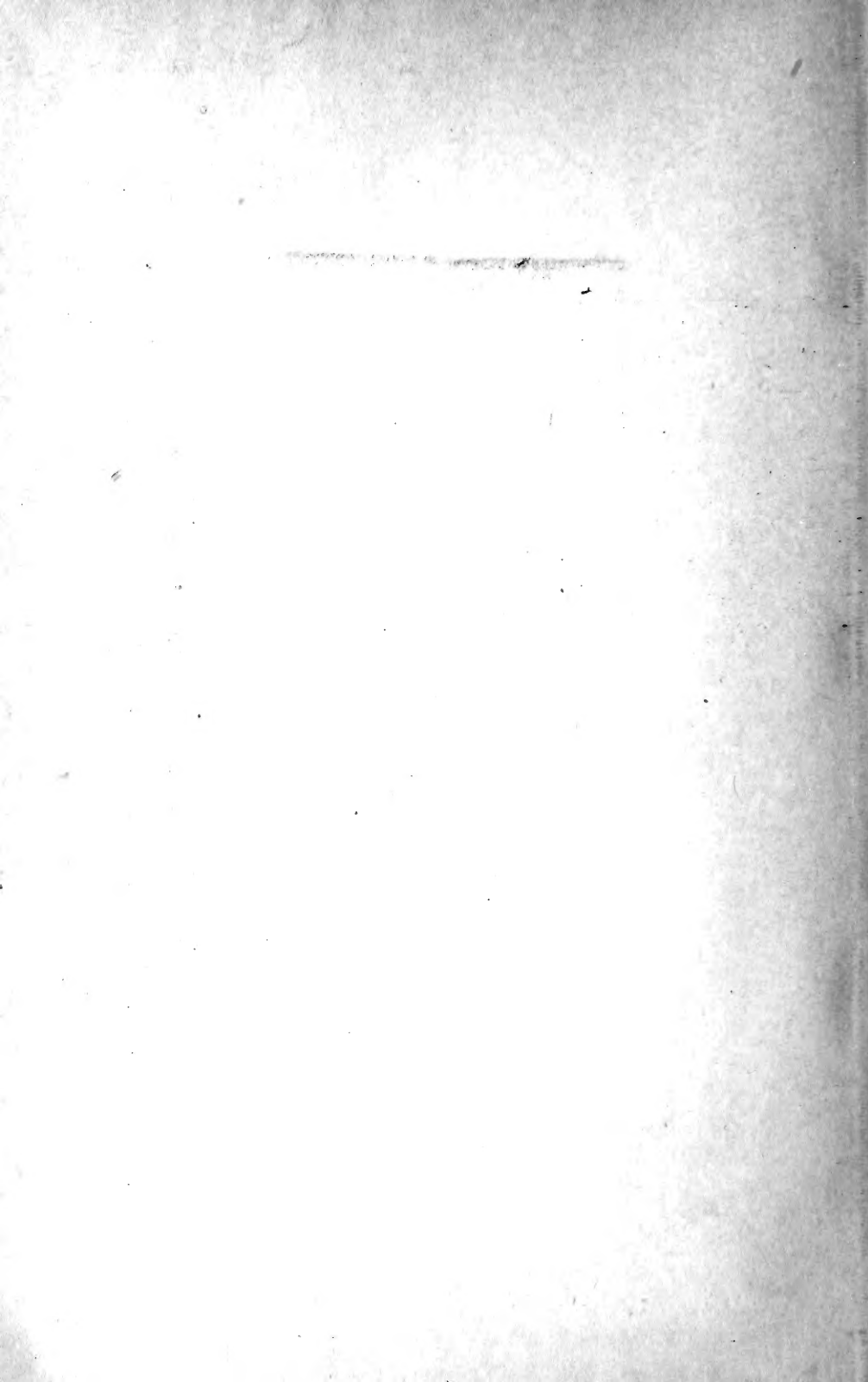
91

92

93

Lethe + Götisch





**PLEASE DO NOT REMOVE
CARDS OR SLIPS FROM THIS POCKET**

UNIVERSITY OF TORONTO LIBRARY

BioMed

